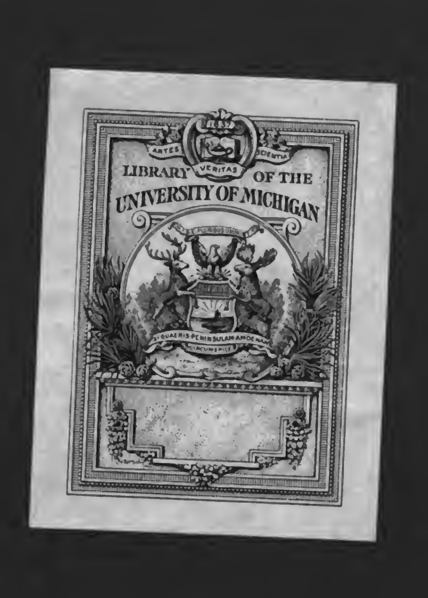



# Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich

Ludwig Diels


ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN


Digitized by Google

# JUGENDFORMEN UND BLÜTENREIFE

## IM PFLANZENREICH

VON

**DR. L. DIELS**
PRIVATDOCENT AN DER UNIVERSITÄT BERLIN

MIT 30 FIGUREN IM TEXT

BERLIN
VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER
SW 11 DESSAUERSTRASSE 29
1906

Druck von A. Hopfer, Burg b. M.

# Vorwort.

Die Fragen, denen diese Blätter gelten, haben für mich Gestalt gewonnen, als ich in West-Australien weilte. Die Flora dieses Landes ist berühmt durch Arten-Reichtum. In ihrer Formenwelt spiegelt sich der stetige Wechsel der formbildenden Factoren in scharfgeprägten Bildern.

Auch das Verhältnis von vegetativem Wachstum und generativer Reife fand ich dort dem Wandel unterworfen. Ich wurde bekannt mit Gestaltungen, die den Phasen dieses Wandels entsprechen. Jugendformen sah ich vereint mit Blütenreife. Größer, als ich früher gewußt oder vermutet hatte, war schließlich die Menge solcher „Abnormitäten".

Nach meiner Heimkehr habe ich in der Literatur und aus eigener Erfahrung weitere Tatsachen aufgesucht, die dem selben Gebiete zugehören. Sie verbinden sich zu einem weiter reichenden Zusammenhang, der, wie ich denke, auf eine neue Seite der Formen-Mannigfaltigkeit im Pflanzenreiche Licht wirft.

Vollständigkeit erstrebt die folgende Darstellung in keiner Hinsicht. Sie sucht an typischen Beispielen die Vielseitigkeit der Frage zu erläutern; sie verweilt bei den einen länger, den anderen kürzer, je nach dem Wesen und Werte des Objectes. Auch Vorkommnisse zweifelhafter Bedeutung sind absichtlich nicht ganz übergangen, weil sich an ihnen die Schwierigkeiten der Umgrenzung am besten ermessen lassen.

Bevorzugt habe ich solche Fälle, die gewisse Einblicke in ihre Bedingtheit gestatten und damit andeuten, wo die Wege weiterer Forschung liegen. Vorläufig sind sie gering an Zahl. Aber es

läßt sich schon zuversichtlich erwarten, daß sie zunehmen werden an Menge und Bedeutung. Vieles dürften Versuche klären. Überall auf der Erde bietet sich Stoff zu unmittelbarer Beobachtung. Jeder, ob er nun an Physiologie oder Floristik Interesse nimmt, kann fördernde Mitwirkung leisten: er braucht nur aufzuzeichnen, was er über Blattfolge und Blütenreife ermittelt.

Hier liegt ein Feld, an dem verschiedene Zweige unserer Wissenschaft Anteil haben. Nur in gemeinsamer Arbeit kann es angebaut werden, aber es verspricht Ertrag nach manchen Seiten.

Berlin, Botan. Museum.
April 1906. L. Diels.

# I. Die Bedingtheit der Blütenreife.

Die Entwickelung der Pflanze von der Keimzelle bis zur Vollendung der vegetativen Organe durchläuft eine Reihe von Phasen, die sich in der verschiedenen Gestaltung der Organe äußern. Den Abschluß dieser vegetativen Entwickelung bringt die Blütenreife, die Sporenbildung. Das Verhältnis beider scheint ein specifisches und fest bestimmtes zu sein. Die nächstliegende Betrachtung wenigstens sieht die Blütenreife in unlösbarer Abhängigkeit von der vegetativen Entfaltung und von dem Ziele, das diese aus „inneren Gründen“ erreichen muß.

Bis vor kurzem war das die unbestrittene Auffassung, und viele werden auch gegenwärtig daran festhalten wollen. Namentlich für die Blütenpflanzen, bei denen die Verhältnisse unzweifelhaft verwickelt liegen. „Im allgemeinen sieht man“, sagt ein modernes Lehrbuch, „die Blütenbildung an ein gewisses Alter, das specifisch ist, geknüpft“.

Neuerdings aber sind Bedenken gegen diese Lehre in steigendem Maße aufgetreten. Es ist also notwendig, näher zu prüfen, was über die Bedingungen der Blütenbildung bekannt ist.

Eine ziemlich eingehende Darstellung des einschlägigen Stoffes findet sich bei Moebius in seinen „Beiträgen zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse“, Jena 1897. Ein ganzer Abschnitt (S. 78—134) handelt „über die Umstände, von denen das Blühen der Pflanzen abhängt“. Eine Anzahl praktischer Erfahrungen sind dort zusammengestellt und von theoretischen Commentaren begleitet. Mit seinem eigenen Urteil hält der Verfasser zurück. Eine Bewertung der einzelnen Factoren vermeidet er. Immerhin steht er mit der herrschenden Anschauung in Einklang, wenn er betont, „daß das Alter des Individuums von wesentlichem Einfluß auf das Blühen der Pflanzen ist (S. 82),“ und daß „innere Gründe“ wesentlich den Ausschlag geben (S. 89). Übrigens nehmen die Einschränkungen dieser Thesen einen breiten Raum ein. Die Wirkungen des Lichtes, der Wärme, der Trockenheit auf das Blühen werden

ausführlich dargetan, so wie sie die Praktiker längst kennen gelernt und bereits frühere Biologen aufgefaßt hatten. Aus eigenen Culturen folgert MOEBIUS (S. 127) die Begünstigung des Blühens durch Licht und Trockenheit. Tief greifende Folgerungen jedoch aus diesen Befunden abzuleiten oder gar die Betrachtung des ganzen Phänomens grundsätzlich zu ändern, das hält er offenbar nicht für geboten.

Diese Consequenz zog erst KLEBS aus seinen Erfahrungen, als er gleichzeitig mit MOEBIUS die Bedingungen der generativen Reife untersuchte. Bekanntlich ging er von den niederen Pflanzen aus. An Algen und Pilzen erwies er das Verhältnis von Wachstum und Fortpflanzung als wandelbar, als abhängig von mancherlei dem Wechsel unterworfenen Factoren. Folgerichtig erwartete er die allgemeine Geltung dieser Beziehungen im ganzen Pflanzenreich und übertrug seine Anschauungen auch auf die Phanerogamen.

Da die Blütenpflanzen für unsere Fragen viel Ertrag liefern, liegt uns eine nähere Prüfung der Stellung ob, die KLEBS zu ihnen gewonnen hat.

Bei den Kryptogamen hatte er die Ansicht erlangt, „der entscheidende Grund für das Auftreten von Fortpflanzungs-Organen an Stelle des vorhergehenden Wachstums liege in quantitativen Veränderungen der für alle Gestaltungsprocesse wichtigen, allgemeinen äußeren Bedingungen“ (Biolog. Centralb. XXIV [1904] 487).

An den höheren Pflanzen waren gewisse Beziehungen zwischen Blütenreife und äußeren Bedingungen[1]) seit langem aufgefallen. Schon DE CANDOLLES Physiologie erwähnt eine Reihe von Beispielen. Die Zusammenstellung in MOEBIUS' Buche wurde bereits genannt: es sei darauf für die Einzelheiten verwiesen.

Am allgemeinsten bekannt ist wohl die Bedeutung des Lichtes als Förderers der Blütenbildung. Gartenbau und Forstwirtschaft sind damit vertraut von altersher, die Floristen haben sie in vielen Einzelfällen beobachtet, und seit VÖCHTING und KLEBS sind experimentelle Unterlagen dafür gewonnen.

Auch die Wirkungen positiv oder negativ ungünstiger Temperaturen auf die Reife treten sowohl an Culturpflanzen wie an der wildwachsenden Vegetation deutlich hervor. DE CANDOLLE wies ihnen irrtümlich sogar die bestimmende Rolle zu.

[1]) Vgl. zum folgenden noch W. BENECKE, Einige Bemerkungen über die Bedingungen des Blühens und Fruchtens der Gewächse. Botan. Zeitung LXIV 98ff. Die Arbeit, welche die chemischen Seiten der Frage beleuchtet, ist mir leider erst nach Abschluß des Manuskriptes bekannt geworden.

Endlich äußert sich wie bei den Kryptogamen ein tief reichender Einfluß der Feuchtigkeit.

Doch handelt es sich hier wohl nirgends um die ausschließliche Wirkung eines einzigen dieser Factoren. Vielmehr verbinden sie sich in gewissen Verkettungen, welche den Ernährungszustand modificieren und dadurch die Entwickelung beeinflussen. Es gilt also die selbe Regel, die bei den Kryptogamen sich ableiten läßt.

Diese Gemeinsamkeit reicht noch weiter, bis zum Speciellen. Offenbar giebt es gewisse Constellationen, die im ganzen Pflanzenreiche förderlich für die generative Reife wirken. Eine Reihe unserer Culturpflanzen leiden Schaden an ihrem Blühen, sobald sie in feuchte Klimate von geringer Periodicität überführt worden sind. KLEBS stellte fest (Biol. Centralb. XXIV [1904] 151), daß man gleiche Erscheinungen auch bei uns erzielt, „wenn man Pflanzen wie die *Zuckerrübe, Cochlearia, Digitalis purpurea* im Winter warm und feucht kultiviert." Dem entsprechen umgekehrte Erfahrungen. Schon DE CANDOLLE giebt solche Belege. Die dendrologische Literatur bezeugt mit Sicherheit, daß in der Regel die Blühbarkeit an exponierten trockenen Stellen früher eintritt als in geschützten oder dauernd feuchteren Lagen. Von *Picea excelsa* z. B. wird berichtet [1], daß sie zumeist „im 30. bis 40. Lebensjahre blühbar wird, auf sehr magerem, sonnigen Boden oft schon mit dem 15. Jahre; doch tritt eine reichliche Samenproduktion erst im 50., im dichten Schluß vom 70. Jahre ab ein."

Beide Fälle ergänzen sich also harmonisch und zeigen die Begünstigung der Blütenreife durch Trockenheit oder Störung der vegetativ förderlichen Ernährung.

Zweifellos erschöpfen sie nicht die vorhandenen Beziehungen. Vielmehr hat man sich die Verbindungen von Faktoren, die in den einzelnen Fällen eingreifen, sehr verschiedenartig und mannigfach vorzustellen. Wie bedenklich es ist, einen bestimmten Factor herauszugreifen und zu bevorzugen, das lehrt schon das geringe Material, mit dem wir heute bekannt sind. KLEBS spricht darüber bei der Abwertung der Temperatur-Einflüsse (in Biol. Centralb. XXIV [1904] 551): „Die Ausläuferpflanze von *Glechoma* kann stets zum Blühen gebracht werden, wenn Stücke von ihr in kleine Töpfe etwa im August oder September gesetzt werden und dann kalt

[1] Angegeben bei KIRCHNER und SCHRÖTER, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mittel-Europas I 149.

überwintern ... Die niedere Temperatur bewirkt teils direkt, teils indirekt durch Einschränkung der Wasser- und Nährsalzaufnahme eine Verminderung des Wachstums." Er weist dann auf Beobachtungen von KRAŠAN und SCHIMPER hin, welche die Entfaltung von Blüten bei niederen Temperaturen betreffen und z. T. nicht correct gedeutet worden sind. „Der günstige Einfluß einer niederen Temperatur für die Blütenbildung," sagt er, „beweist jedenfalls nicht, daß die Blüten sich bei tieferen Graden entwickeln können, als die vegetativen Teile; er erklärt sich durch seine indirekten Wirkungen auf den Stoffwechsel. Das geht ohne weiteres aus der Tatsache hervor, Blütenbildung von typischen Frühjahrspflanzen auch ohne niedere Temperaturen zu erreichen." Z. B. *Cardamine pratensis*, wo „lebhafte Transpiration, Einschränkung der Nährsalz-Aufnahme, helles Licht im gleichen Sinne wirken wie die niedere Temperatur im Winter und die weniger intensive Sonne des ersten Frühjahrs."

In ähnlicher Weise hatte schon MOEBIUS die unauflösliche Verkettung mehrerer Factoren erkannt und sie gebührend betont. Z. B. „Trockenheit des Bodens und Mangel an Nahrung sind zu eng miteinander verbunden, als daß von jedem ein Einfluß auf das Blühen der Pflanzen gesondert besprochen werden kann."

Abschließend also läßt sich festsetzen, daß die niederen und höchsten Pflanzen keine grundsätzlichen Unterschiede in der Bedingtheit der Blütenreife aufweisen. Was wir gegenwärtig wissen, begründet die Überzeugung,[1]) „daß die Blütenbildung von Phanerogamen im Princip die gleichen Probleme darbietet, wie die geschlechtliche Fortpflanzung der Algen oder die Fruchtbildung höherer Pilze. In den bisher genauer untersuchten Fällen entscheidet die Außenwelt, ob überhaupt und zu welcher Zeit und in welchem Grade die Fortpflanzung an Stelle des vegetativen Wachstums tritt. Es sind quantitative Änderungen der gleichen äußeren Bedingungen, welche diese Entscheidung herbeiführen . . . Ich nehme an, daß eine quantitative Steigerung der Konzentration organischer Stoffe mit allen ihren physikalischen und chemischen Folgen eine wesentliche Rolle bei dem Übergang vom Wachstum zur Fortpflanzung spielt." Die äußeren Bedingungen greifen nun hemmend oder fördernd ein, je nachdem sie die der Blütenreife notwendigen inneren Zustände verhindern oder sie herbeiführen.

[1]) KLEBS in Biolog. Centralb. XXIV [1904] 553.

In starkem Gegensatz zu dieser Auffassung steht die alte Lehre. Ihr gilt es sicher, daß „jede Pflanzenart die durch Vererbung fixierte Eigentümlichkeit besitzt, in einer bestimmten Phase ihrer Entwickelung Blüten zu produzieren“ (MOEBIUS l. c. S. 91). Also mit anderen Worten: in einem bestimmten Alter zur Blütenreife zu gelangen.

Diese Annahme befriedigt nur den ersten Augenschein. Sie kann vor unseren gegenwärtigen Kenntnissen nicht mehr bestehen. Sehr treffend setzt ihr KLEBS die Bemerkung entgegen (Botan. Centralb. XXIV 552): „Spezifische Eigenschaften sind gewiß für die Zeit des Blühens von großer Wichtigkeit. Da aber die methodischen Untersuchungen über künstliches Hervorrufen von Blüten so gut wie völlig fehlen, so weiß man gar nicht, in welchem Maße das Blühen vom Alter abhängt.“

„Von meiner Auffassung aus,“ fährt KLEBS einleuchtend fort, „müßte man folgern, daß bei vielen Pflanzen das Blühen in einem sehr frühen Entwickelungs-Stadium stattfinden müßte, sobald es gelänge, nach Überschreitung des Nahrungsminimums das für den Proceß notwendige Verhältnis von Stoff-Synthese und Stoffverbrauch durch bestimmte äußere Bedingungen herbeizuführen. Nun fehlen bisher eingehende Untersuchungen, und ich kann mich nur auf gelegentliche Beobachtungen berufen, die die Auffassung stützen.“

Es ist richtig, wir besitzen nur „gelegentliche Beobachtungen“ über diesen wichtigen Punkt. Aber ihre Zahl ist doch größer, als die üblichen Zusammenstellungen vermuten lassen. Auch in HEMSLEYS kürzlich erschienener Mitteilung (Hookers Icon. plant. 2786) bleibt manches unerwähnt. Ich glaube daher, eine neue Übersicht der bisher veröffentlichten Fälle „des Blühens in einem sehr frühen Entwickelungs-Stadium“ wird nicht ohne Nutzen sein.

## II. Das Verhältnis der Blütenreife zur vegetativen Entwickelung in seiner Wandelbarkeit.

„Verfrühtes“ Blühen. — *Pinus canariensis.* — *Dendrocalamus strictus.* — *Cocos nucifera.* — *Quercus virginiana.* — *Rosa indica.* — *Melia arguta.* — *Ailanthus glandulosa.* — *Cotinus Coggygria.* — *Syringa vulgaris chamaethyrsus.* — *Banksia* und *Conospermum.* — *Agonis juniperina* und andere *Myrtaceae-Leptospermeae.* — *Eucalyptus.* — *Leucopogon gibbosus.* — Weitere Fälle. — *Campanula glomerata.* — Nanismus. — Angaben von CLOS. — Nanismus der fränkischen Wellenkalk-Pflanzen.

Die Angaben der Autoren über „verfrühtes“ Blühen im Pflanzenreich, welche auf den folgenden Seiten zusammengestellt werden, habe ich natürlich nicht nachprüfen können. Die meisten aber halte ich für einwandsfrei. Für künftige Beobachtungen wäre jedoch darauf hinzuweisen, wie notwendig es ist, den Grad der Individualität der Objekte zu berücksichtigen. Das ist bisher nicht immer geschehen. Es fehlt oft die kritische Scheidung zwischen wirklich erstem Blühen einer aus Samen erzogenen Pflanze und dem frühzeitigen Blühen irgendwie abgetrennter Teile (Stecklinge u. dgl.), welche von älteren, bereits adulten Individuen stammen (vgl. dazu namentlich Fall *Syringa* S. 14).

### *Pinus canariensis.*

Von *Pinus canariensis* Ch. Smith berichtet P. de Candolle in seiner Physiologie végétale II, 468 einen typischen Fall frühzeitigen Blühens. „Ich selbst,“ sagt er, „habe im Genfer Botanischen Garten *Pinus canariensis* in Blüte gehabt, die erst vier Jahre alt und drei Fuß hoch waren; während in der Heimat dieser Baum doch 60 Fuß hoch wird.“

### *Dendrocalamus strictus.*

Von dem höchst stattlichen Bambus *Dendrocalamus strictus* Nees bildet Sir Dietrich Brandis in „The Indian Forester“ XXV 22 eine Pflanze ab, die im Alter von 13 Monaten und bei einer Höhe von weniger als einem Fuß bereits Blüten trägt.

### *Cocos nucifera.*

Hemsley sagt Hook. Icon. zu tab. 2786 (1905): „Im Kew Museum ist die Zeichnung einer gekeimten Cocos-Nuß, die drei einfache zweispaltige Blätter und einen kleinen Blütenstand aus der Schale herauswachsen läßt. In diesem Stadium dürfte das Nährgewebe noch kaum erschöpft sein.“

### *Quercus virginiana.*

(Sargent in Silva of North America VIII [1895] 100, 101; pl. 396.) *Quercus virginiana* Mill. ist ein Baum des südlichen atlantischen Nordamerikas und größerer Teile von Mittel-Amerika. Seine gewöhnliche Höhe giebt Sargent auf 13—16 m an.

„Auf sandigem unfruchtbarem Boden dicht am Strande oder an den Ufern von Aestuarien bleibt die Pflanze oft ein Strauch.

An solchen Strauchformen sind die Blätter meist kleiner als beim Typus, am Rande wenig zurückgerollt und meist nur 2,5 cm lang. Andere Exemplare, deren Stämme nicht höher als ein Fuß werden und die bereits Früchte tragen, zeigen obovat-längliche, dornig gezähnte Blätter von 7—10 cm Länge und 1,3 cm Breite."

„*Quercus virginiana* Mill. var. *minima* Sarg. (pl. 396) ist eine Form, welche in den sterilen Pine barrens der südlichen Atlantis- und östlichen Golf-Küsten große Verbreitung zeigt. Ihre Höhe beträgt 0,3—0,6 m; durch unterirdische Schösse breitet sie sich aus . . . Bei dieser Zwergform ist die Frucht meist größer und kürzer gestielt."

Leider fehlt bei diesen Angaben der Nachweis des Alters der fraglichen Formen. Es wird für die amerikanischen Botaniker nicht schwierig sein, diese Lücke auszufüllen und die Bedingungen dieser Gestaltungen näher zu prüfen.

### *Rosa indica.*

Von Rosen wird das Blühen sehr jugendlicher Individuen mehrfach berichtet. Darin dürfte sich weniger eine Eigentümlichkeit der Gattung äußern, als die intensive Aufmerksamkeit, die sich ihr seit alters zuwendet.

In seiner Physiologie végétale II. 468 giebt P. de Candolle nach Baumann's Beobachtung an, *Rosa indica* L. aus Samen erzogen zeige mitunter unmittelbar nach der Keimung und Entwickelung der Primärblätter eine Blumenknospe.

Ein entsprechender Fall wird erwähnt von Clos in seinem Aufsatz Du nanisme dans le règne végétal (Mém. Acad. Scienc. Toulouse 9. sér. I [1889]) p. 388: „Ich habe ein aus Samen erzogenes Exemplar der Bengal-Rose gesehen, das 5,5 cm hoch war, vier dreizählige Blätter trug und mit einer Blüte mit dreiblättrigem Kelche abschloß."

Endlich findet sich die selbe Erscheinung abgebildet in unserem neuesten pflanzenphysiologischen Lehrbuch, dem von L. Jost. Da stellt Fig. 93 (S. 384) einen „Rosenkeimling vor, der im Botanischen Garten in Straßburg nach Ausbildung weniger Blätter im ersten Jahre zur Blütenbildung schritt." Leider ist über die Bedingungen, die zu diesem Erfolge führten, nichts mitgeteilt.

### *Ailanthus glandulosa*

blüht mitunter schon in Samenbeeten als ganz junge Pflanze. Das erwähnt bereits MOEBIUS (in Beiträge zur Lehre der Fortpflanzung der Gewächse S. 89).

### *Melia arguta.*

Unter dem Titel „Paedogenesis?“ beschreibt J. C. COSTERUS (in Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, vol. I [1904] p. 128) ein verzwergtes Exemplar von *Melia arguta* DC. (Meliaceae), das ihm J. J. SMITH aus Java zugeschickt hatte. Diese Pflanze ist nach der beigegebenen Abbildung 6—7 cm hoch. Sie trägt über den Cotyledonen die Spuren eines abgefallenen Blattpaares und dann noch ein einzelnes tief fiederspaltiges Blatt. Darüber folgt eine einzige Blüte, welche einen abnorm (laubblattartig) entwickelten Kelch besitzt und in der Krone eines der Petalen verkümmert zeigt. Andröceum und Gynäceum sind normal.

Gewöhnlich ist *Melia arguta* ein mäßig hoher Baum. Demnach wäre dieser Fall etwa dem von *Rosa* (s. oben) entsprechend. COSTERUS berichtet, SMITH habe „eine Anzahl“ solcher Zwergpflanzen gefunden. Leider wird über Standort oder sonstige Bedingungen nichts mitgeteilt. Auch hat es der Sammler versäumt, alle von ihm beobachteten Exemplare aufzubewahren. So läßt sich nicht entscheiden, ob alle Blüten mit Bildungs-Abweichungen behaftet waren.

### *Swietenia Mahagoni.*

*Swietenia Mahagoni* Jacq. var. *praecociflora* Hemsl. „*(Planta juvenilis florigera)*“ (Meliac.) wurde neuerdings von W. B. HEMSLEY in Hook. Ic. 2786 (1905) beschrieben und abgebildet. Es handelt sich um 15—25 cm hohe Pflanzen, die im Botanischen Garten auf Trinidad geblüht haben (Fig. 1 *B*). Es sind zweifellos infantile Mahagoni-Pflanzen. Der Leiter jenes Gartens, Mr. J. H. HART, schreibt über die Bedingungen: „The conditions under which they were raised were of the ordinary type; the seed was sown in boxes rather thickly. It is probable that at some stage they suffered from want of water. I cannot remember exactly what became of the plants, but I distinctly remember their taking on normal growth.“




Fig. 1. *Swietenia Mahagoni* Jacq.: *A* Keimpflanze der „normalen" Form, kultiviert im Botan. Garten zu Berlin. *B* blühendes Exemplar der var. *praecociflora* Hemsl., kultiviert im Botan. Garten auf Trinidad. *C* blühender Zweig einer „normalen" Pflanze, kultiviert im Botan. Garten zu Georgetown (Brit. Guiana). — *B* nach Hemsley, *A*, *C* Original.

### *Cotinus Coggygria.*

Im Frühjahr 1904 erhielt ich von Herrn C. Sprenger einige Exemplare von *Cotinus Coggygria* Scop., die in seinem Garten zu Neapel aus chinesischem (im Tsinlingschan gesammelten) Samen erzogen und zur Blüte gelangt waren, und zwar in jugendlichstem Alter, bei einer Höhe von nur 35 cm. Herr Sprenger schrieb mir über die Behandlung der Pflanzen folgendes: „Die Samen wurden Mitte März 1902 gesäet, keimten bald und wurden in Töpfe einzeln gepflanzt. Eine der Pflanzen blühte bereits April 1903; im Frühjahr 1904 blühten schon zwei, der Rest noch nicht. Alle sind so ziemlich gleich hoch, circa 35 cm, und gesund. . . . Ich habe bisher ein frühes Blühen nur an dieser chinesischen Form beobachtet. *Cotinus* ist auch in Italien oft wild. Ich habe an diesen wilden Pflanzen bisher nie ein frühes Blühen gefunden, sie müssen vielmehr erst 6—8 Jahre alt sein, bis sie blühen.“

### *Syringa vulgaris chamaethyrsus* Ed. André.

Mitteilung von Ed. André in Revue Horticole 1894, 370 fig. 137. 138. — Die in Frankreich erzogene Flieder-Sorte Lilas de Marly liefert jedes Jahr reichlich Basal-Schößlinge („drageonne chaque année“), welche nach frühestens 2—3 Jahren blühbar werden. Bei einer von den Gärtnern Machet und Josem in Châlons-sur-Marne erhaltenen Varietät blühen diese Schößlinge bereits im ersten Frühjahre. Kaum aus dem Boden getreten, im Aussehen an Spargel erinnernd, oft nur 10 cm hoch und ganz ohne Laub, tragen sie normale Blütenstände. Sie gleichen genau den Zweig-Enden gewöhnlicher Lilas de Marly. Die Varietät erhielt den Namen „chamaethyrsus“.

Dieser Fall, den auch Hemsley erwähnt, gehört streng genommen nicht hierher, da das Alter der Mutterachse nicht bekannt ist, welche jene Schößlinge hervorbringt.

---

Diese Fälle sind die am besten beschriebenen Beispiele, die sich meines Wissens in unserer Literatur vorfinden. Sie bilden eine Stufenreihe von offenbar pathologischen Anomalien zu leichten Abweichungen, die durchaus nichts krankhaftes mehr haben. Der Mehrzahl nach entstammen sie der Cultur, haben sich also eingehend beobachten lassen. Es ergaben sich genaue Maße für die Momente, welche die Autoren als das wesentliche hinstellen: die zeitliche Abkürzung und die räumliche Beschränkung des dem Blühen

vorangegangenen vegetativen Wachstums im Vergleich zu dem „normalen Verhalten".

Nun giebt es aber noch eine große Zahl von Fällen, die nur in freier Natur beobachtet worden sind. Bei diesen fehlt meistens der Nachweis der zeitlichen Abkürzung; die räumliche (dimensionale) Beschränkung liefert das leitende Kriterium. Für die Mehrzahl der Fälle ist das unbedenklich. Denn wenn auch das Verhältnis des zeitlichen und des räumlichen Momentes durchaus nicht absolut ist, so bleibt doch eine relative Beziehung fast überall bestehen. Und deshalb erlaubt die räumliche Beschränkung einen gewissen Rückschluß auf die Dauer des Wachstums.

Unter diesen Umständen müssen manche Fälle der Verzwergung, des Nanismus, den vorigen gleichartig zur Seite gestellt werden, obwohl die zeitliche Dauer des Wachstums bei ihnen nicht bekannt ist oder sich nur annähernd abschätzen läßt. Die floristische Literatur enthält so viele Beispiele, daß ich nur eine Auswahl mitteilen kann. Ich nehme Gelegenheit, nach eigener Erfahrung einige Vorkommnisse in außereuropäischen Erdgebieten beizufügen, um die allgemeine Verbreitung des Phaenomens ersichtlich zu machen.

### *Banksia* und *Conospermum*.

*Banksia* (Proteac.) zählt zu den leitenden Gattungen der australischen Vegetation. Ihre Arten sind teils stattliche Bäume, teils Sträucher von mannigfacher Größe. Aber alle mir bekannten Baum-Arten kommen gelegentlich in Strauch-Formen vor. Besonders deutlich hat sich das bei *Banksia attenuata* R. Br. herausgestellt. Ich bin schon in meiner Schilderung der Pflanzenwelt von West-Australien (S. 106) darauf eingegangen. *Banksia attenuata* durchläuft in seiner Wuchsform eine sehr sanft abgestufte Folge vom niedrigen Strauch zum ganz ansehnlichen (bis 10 m hohen) Baum. Oft sieht man niedrige Büsche bereits zur Blüte gelangt. „Auf den Sandflächen der nördlichen Landschaften ist dies Verhalten die Regel, aber auch weiter südlich, bis zur Südküste, kommt es zur Beobachtung; ja, am Swan River sieht man frutescente Formen dicht neben arborescenten, beide in gleicher Vollkommenheit."

Aus der Gattung *Conospermum* (Proteac.) verdanke ich einen interessanten Nachweis den Beobachtungen meines Freundes Dr. Pritzel. Sämtliche bekannte Arten dieses Genus — etwa 35 — stellen niedrige Halbsträucher oder Sträucher dar. Kein Sammler erwähnt arborescentes Wachstum, und wir hätten *Conospermum* als

reine Strauch-Gattung ansehen müssen, wäre uns nicht bei *Conospermum triplinervium* eine Durchbrechung der „Norm“ bekannt geworden. Wir hatten diese hübsche Pflanze mehrfach getroffen, aber niemals höher als 0,5—1,25 m. Da fand PRITZEL in der Gegend des Moore River mehrere Exemplare von ungewöhnlichen Dimensionen. Es waren Bäume von durchschnittlich 3,5 m Höhe, die in allen sonstigen Merkmalen mit dem gewöhnlichen Bilde der Art Übereinstimmung zeigten.

### *Agonis juniperina* und andere *Myrtaceae-Leptospermeae.*

*Agonis* ist eine Gattung der *Myrtaceae-Leptospermeae*, die der Flora West-Australiens eine Reihe wichtiger Sträucher giebt. In der Tracht ihrer weißen Blüten entfernt an unsere *Prunus* erinnernd, sind sie namentlich in bodenfeuchten Formationen sehr bedeutungsvoll und zur Blütezeit ihre schönste Zierde. *Agonis juniperina* Schau. erscheint in der Regel als 1,5—2,5 m hoher Strauch. Aber unweit des King George Sound, am Fuße des Mount Elphinstone, fand ich zu meiner Überraschung Exemplare, die bis 12 und 15 m Höhe erreichten. Sie wuchsen in einem am Beginn der Regenzeit sehr nassen Bruch. Ihr Standort unterschied sich edaphisch dem Anschein nach wenig von den Stellen, wo die strauchigen Formen häufig sind.

Die *Leptospermeen* scheinen überhaupt zu ähnlichem Verhalten zu neigen. Von *Leptospermum ellipticum* z. B. sah ich unweit des Preston River (Südwest-Australien) reich verzweigte Sträucher von etwa 2 m blühen. In ihrer Nähe befand sich ein seichter Ausstich, der beim Bau der Eisenbahn-Linie entstanden war. Auf seinem kahlen Boden hatten sich mehrere Sämlinge des *Leptospermum* entwickelt, und diese standen ebenfalls in Blüte, obwohl sie erst 17—25 cm hoch waren (DIELS n. 1762 in Herb. Berlin).

Das selbe Verhalten kehrt bei *Astartea fascicularis* wieder. An feuchten Stellen ist sie eine der häufigsten und geselligsten Myrtaceen West-Australiens. Man erkennt ihre reich verzweigten ericoiden Büsche leicht an der frisch grünen Färbung. Durchschnittlich werden sie etwa 1,5—2 m hoch, aber es giebt auch noch höhere Individuen (3—4 m). Anderseits findet man blühende Exemplare, die höchstens 0,5 m erreichen.

An diese Fälle schließen sich noch viele Vorkommnisse an. Namentlich die Gattungen *Callistemon* und *Melaleuca* sind wandelbar im Ausmaß ihres Vegetationskörpers. *Melaleuca Preissiana* ist im

Südwesten Australiens ein Charakterbaum der nassen Alluvial-Landschaft, aber sie blüht häufig auch in strauchförmigem Zustand.

### *Eucalyptus.*

Die herrschende Gattung der australischen Landschaft ist wunderbar elastisch in der Beziehung von Wachstum und Blüte. Die wichtigsten Beispiele dafür sollen erst später in anderem Zusammenhange besprochen werden. Einstweilen teile ich nur ein paar Fälle mit, die F. v. Müller verzeichnet hat oder die mir selbst aus Südwest-Australien in lebhafter Erinnerung stehen.

*Eucalyptus cordata* Labill. findet sich als Baum von 10, ja 18 m Höhe, aber oft bleibt sie strauchig. F. v. Müller berichtet (Eucalyptographia VIII. dec. [1882]): „Bewurzelte Exemplare liegen mir vor, die kaum 3 Fuß hoch sind, und doch bereits Blüten und Früchte tragen.“

Umgekehrt ist *Eucalyptus tetragona* (R. Br.) F. v. M. gewöhnlich ein niedriger Strauch, doch werden zuweilen bis 8 m hohe Bäume davon beobachtet. Solche vermerkt z. B. Oldfield ausdrücklich auf seinen Sammlungs-Etiketten.

„*Eucalyptus redunca* Schau. in der Fassung der Systematiker zerfällt in eine beträchtliche Anzahl von Formen. Die meisten davon erscheinen in strauchigem Habitus. Ein sehr ausgeprägter Typus entwickelt sich dagegen zu einem ansehnlichen Baum: das ist der als „Wandoo“ bekannte Eucalyptus West-Australiens.“ [1])

Auch bei *Eucalyptus marginata*, dem wichtigsten Nutzholze dieses Landes, findet sich die gleiche Erscheinung. Die typische Baum-Form beschränkt sich auf die feuchteren Gegenden. Wo die jährliche Menge des Regens 75 cm nicht mehr erreicht, wird man sie nicht mehr sehen. Stellenweise aber giebt es dort noch strauchige Formen der Spezies, die gewissermaßen ihr Ausklingen gegen die Areal-Grenze hin anzeigen.

Doch ereignet es sich bei Eucalyptus auch nicht selten, daß in unmittelbarer Nachbarschaft Bäume und Sträucher ein und derselben Art in Blüte stehen. Auf den Ebenen westlich am Fuße des Stirling Range West-Australiens beobachtete ich dies z. B. mit Dr. Pritzel zusammen in den Beständen der *Eucalyptus occidentalis*. Wir sahen an Bäumen von 20 m Höhe die Krone in vollem Blumenschmucke. Aber auch Sträucher von wenig über Meterhöhe boten

[1]) L. Diels, Die Pflanzenwelt von West-Australien, S. 99.

in Fülle die zartgelben Blüten; sie wuchsen auf etwas compacterem Boden, als die Bäume.

### *Leucopogon gibbosus.*

*Leucopogon gibbosus* Stescheg. (Epacrid.): Diese zierliche Species liegt mir in ganz niedrigen Exemplaren vor. 12 cm ist ihre Länge, höchstens zweijährig ihr Alter. Dabei tragen sie normale Inflorescenzen. Ich sammelte sie auf einer sandigen Heide westlich vom Stirling Range in Südwest-Australien. An der selben Stelle aber blühten vielverzweigte Sträucher von 50 cm Höhe und fünf- bis sechsjährigem Alter.

Solche Beispiele kenne ich aus der Flora von Südwest-Australien noch manche, doch genüge einstweilen diese Auswahl.

## Andere Fälle.

Dagegen dürfen jetzt einige Fälle ergänzend hinzutreten, die aus anderen Teilen der Erde stammen.

Öfter schon erwähnt ist das Verhalten des *Ricinus communis* (Euphorb.). In ihrer tropischen Heimat wird die Pflanze ein Baum. Auch in subtropischen Gegenden zeigt sie noch arborescentes Wachstum. Ich habe sie z. B. in Perth (West-Australien) als einen 3 m hohen Baum kennen gelernt. Bei uns ist sie bekanntlich annuell. Es genügt ihr die kurze Zeit des Sommers, schon im ersten Jahre völlig normale Blütenstände hervorzubringen. Hildebrand erwähnt diesen Fall bereits in seiner für unser Problem vielerseits wichtigen Studie über „die Lebensdauer und die Vegetationsweise der Pflanzen“ (Englers Botan. Jahrb. II [1882] 51—135) und zählt als Seitenstücke dazu eine ganze Anzahl von „Polykarpiern“ auf, die bereits im ersten Jahre fruchten, so *„Maurandia, Lophospermum, Fuchsia, Urtica dioica“*.

An diese Vorkommnisse erinnerte mich die Variabilität der *Laportea*-Arten in Queensland. Diese Nesselgewächse mit ihren gefürchteten Brennhaaren nötigen den Reisenden zu aufmerksamer Beachtung. Dabei stellt er fest, daß sie schon in unverkennbar jugendlichem Alter Blüten und Früchte tragen. *Laportea moroides* sah ich in den Wäldern bei Trinity Bay oft schon als $^{3}/_{4}$ m hohes Krautgewächs ihre hübschen hellpurpurnen Früchte tragen. Die selbe Art aber wird baumartig. Sie entwickelt einen weichen, mit heller Rinde versehenen Stamm von 8—10 m.

Entsprechende Erscheinungen wird jeder Beobachter der tropischen Pflanzenwelt antreffen, sobald er sein Angenmerk auf diese Dinge richtet.

Aus der floristischen Literatur passen hierher einige Angaben Schlechters, die sich auf Nenkaledonien beziehen. In Englers Botan. Jahrb. XXXIX (1906) 114 findet sich für *Dedea major* Baill. (Saxifrag.) die Notiz, sie wachse am Ngoje als hoher Urwaldbaum mit dickem Stamme (Schlechter collect. n. 15210), während sie an den Hängen der Berge von Paita schon als 4 m hoher Strauch in Blüte stand (Schlechter collect. n. 14935).

Gleichartigen Wandel constatiert Schlechter für *Melaleuca leucadendron* (Myrtac.), den „Niauli“ der Neukaledonier, einen der wichtigsten Elemente der Flora der Insel. Diese Art, welche in Australien sowohl wie im östlichen Malesien gewöhnlich als hoher Baum angetroffen wird, verhält sich auf Neukaledonien merkwürdig wechselnd in ihrer Statur. An vielen Stellen erscheint sie auch dort als Baum von ansehnlicher Höhe, aber an den Berghängen der nördlichen Bezirke trifft man sie vielfach schon als 1,5 m hohen Strauch in Blüten an.

Auch an *Duboisia myoporoides* (Solan.) und *Bickia fritillarioides* (Brogn.) Schlechter (Rubiac.) weist Schlechter derartige Differenzen nach.

Aus allem geht mit Bestimmtheit hervor, daß in den tropischen und subtropischen Ländern bei vielen Arten das Verhältnis zwischen vegetativer Entfaltung und generativer Reife unbeständig ist, d. h. daß irgend welche Abhängigkeit des Blühens von einer bestimmten Phase des vegetativen Wachstums nicht besteht.

Diese Regel hat auch für die Vegetation der gemäßigten Zonen weitreichende Geltung; eine sehr ansehnliche Reihe von Tatsachen bürgt uns dafür. In kurzer Übersicht seien einige davon mitgeteilt.

*Campanula glomerata* wird in Mittel-Europa gewöhnlich als perennierende Pflanze von etwa 25—50 cm Höhe getroffen. Doch giebt es viel niedrigere Individuen. Solche bildet Reichenbach in Icon. critic. VI tab. 553 ab; diese Exemplare sind nur 1—6 cm hoch, eines davon trägt eine Blüte. Sie stammten von trockenen Kalktriften Thüringens. An ähnlichen Lokalitäten Frankreichs, im Dep. Tarn, beobachtete Clos entsprechende Zwergformen. Es

waren „des pieds annuels fleuris variant de 0,025 à 0,08 et 0,05 m“ (Mém. Acad. Scienc. de Toulouse 9. sér. I [1889] 378).

Ähnliche Fälle, deren Bedingungen weniger sorgfältig beobachtet wurden, finden sich l. c. in Clos' Abhandlung über den Nanismus erwähnt von *Myosotis* (*Myosotis nana* Miégev.), von *Chenopodium Bonus Henricus* (β. *alpinum* DC.), von *Malva parviflora* u. a. *Veronica anagallis* blühte an 4—6 cm hohen Individuen, wenn eine zu dichte Aussaat die „normale“ Entwickelung bei ihnen verhinderte (l. c. 386). Und an diese Vorkommnisse schließt Clos nach eigener Beobachtung noch eine stattliche Reihe von Arten als Beispiele des Nanismus an (l. c. S. 399—403). Er giebt aber leider keine nähere Beschreibung, so daß ich mich darauf beschränke, sie in tabellarischer Form hier folgen zu lassen. Die Zahl bedeutet die Höhe in Centimetern.

| Art | Höhe |
|---|---|
| *Polygonum Convolvulus* | 4 „mit 2 Blüten“ |
| *Rumex crispus* | 7 |
| *Chenopodium album* | 3—5 |
| *Amarantus sylvestris* | 4—6 |
| *Portulaca oleracea* | 2—6 „einstenglig, in Blüte“ |
| *Rapistrum rugosum* | 3 |
| *Capsella Bursa pastoris* | 2 |
| *Raphanus Raphanistrum* | 3—4 |
| *Brassica nigra* | 8—10 |
| *Reseda luteola* | 10—15 |
| *Impatiens parviflora* | 6—8 |
| *Seseli montanum* (*f. breviscapum* Martrin-Don.) | 8 |
| *Bupleurum aristatum* | wenige Centimeter |
| *Conium maculatum* | 16 „in Blüte“ |
| *Anagallis phoenicea* | 3—4 „einstenglig, in Blüte“ |
| *Verbena officinalis* | 8—9 |
| *Mentha Pulegium* | 4—6 |
| *Lycopsis arvensis* | 6 |
| *Heliotropium europaeum* | 4 |
| *Solanum nigrum* | 4—8 |
| *Datura Stramonium* | 6—14 „erwachsen“ |
| *Nicandra physaloides* | 14—20 „einstenglig, in Blüte“ |
| *Lycopersicum esculentum* | 8 „in Blüte“ |
| *Dipsacus silvestris* | 10 |
| *Urospermum Dalechampii* | 3—6 |
| *Cupularia graveolens* | 5 |
| *Erigeron canadensis* | 8—10 |
| *Carduus tenuiflorus* | 8—10 |
| *Matricaria Chamomilla* | 4—3 |
| *Centaurea serotina* | 4—8 |
| *Xanthium macrocarpum* | 8 |

Sehr viel gründlicher sind die Beobachtungen, die Gr. Kraus ganz neuerdings[1]) über den Nanismus veröffentlicht hat.

Die Wellenkalk-Plateaus am Rande des Maintals in der Gegend von Würzburg waren das Feld seiner Untersuchungen. Dort zeigt sich die gesamte Flora verzwergt: etwa 50 Species sind von aus-

[1]) Gr. Kraus, Über den Nanismus unserer Wellenkalkpflanzen. In „Verhandl. phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg“ n. F. Bd. XXXVIII (1906).

gesprochenem Nanismus betroffen. Aus den Tabellen von Kraus entnehme ich z. B. folgende Zahlen (in cm)

| | normal | verzwergt |
|---|---|---|
| *Scabiosa Columbaria* | 30—60 | 6,5 |
| *Calamintha Acinos* | 15—40 | 2,5 |
| *Gentiana ciliata* | 10—30 | 4,5 |
| — *germanica* | 15—50 | 4 |
| *Achillea Millefolium* | 15—50 | 5 |
| *Linosyris vulgaris* | 30 | 5,8 |

Interessant sind u. a. die „Acker-Zwerge“ vom Kolbenstein (l. c. 218). Sie ergeben in Blüte folgende Höhen:

| | | | |
|---|---|---|---|
| *Anagallis coerulea* | 3,1 | *Linaria vulgaris* | 10 |
| *Sinapis arvensis* | 4,5 | *Centaurea Cyanus* | 9 |
| *Erysimum orientale* | 5 | *Nigella arvensis* | 8 |
| *Caucalis daucoides* | 3,8 | *Euphorbia exigua* | 6 |
| *Aethusa Cynapium* | 4 | *Adonis aestivalis* | 12 |
| *Ajuga Chamaepitys* | 5 | *Turgenia latifolia* | 6 |
| *Bupleurum rotundifolium* | 10 | *Orlaya grandiflora* | 8 |
| *Linaria minor* | 6 | | |

Kraus sieht in diesen verzwergten Pflanzen „individuelle Anpassungen“, die von der extremen Trockenheit des Bodens geschaffen und durch Wind und freie Besonnung noch befördert sind.

Wie aus der bedeutenden Wurzel-Entwickelung hervorgeht, blicken diese Zwerge nicht selten auf ein beträchtliches Alter zurück. Man hat noch nicht untersucht, wann sie zuerst blühen. Wir müssen also die Möglichkeit zugeben, daß bei manchen Arten erst einige Jahre rein vegetativer Tätigkeit vorausgehen, ehe die Blüte eintritt. Das ist aber jedenfalls nicht immer der Fall. Bei den oben aufgeführten Feld-Unkräutern z. B. ist die ganze Pflanze samt Blüten das Erzeugnis eines einzigen Sommers. Für diese gilt also mit Sicherheit der Satz, daß die Blütenreife mit einer viel geringeren vegetativen Produktion sich verbinden kann, als es das gewöhnliche Verhalten der Art vermuten läßt. Und das wird auch auf andere Fälle des Nanismus zutreffen.

Das Ergebnis der auf S. 9ff mitgeteilten Tatsachen zeigt die weitgehende Selbständigkeit der generativen Reife dem vegetativen Wachstum gegenüber. Allerdings ist ein gewisses „Nahrungs-Minimum“ (S. 9) unentbehrlich. Darüber hinaus

entsteht freie Bahn für die generative Reife, die Blütenreife. Jede günstige Constellation vermag sie herbeizuführen, sollte auch die vegetative Entfaltung noch geringfügig, das Alter noch jugendlich sein. Empirisch deuten alle Fälle von „vorzeitiger Blüte" oder von „Nanismus" wiederum an, wie die Blütenreife „durch Trockenheit oder Störung der vegetativ förderlichen Ernährung" begünstigt wird (s. S. 7).

## III. Helikomorphie und Blütenreife bei heteroblastischen Pflanzen.

Heteroblastie — Helikomorphie. — Drei Formen der Heteroblastie.

Die Phasen der vegetativen Entwickelung einer Pflanze erkennen wir an der Verschiedenheit der sich stufenweise folgenden Organe. Sind diese Verschiedenheiten gering, spricht man mit Goebel von homoblastischer Entwickelung; sind sie groß, von heteroblastischer Entwickelung. „Zwischen beiden Fällen giebt es natürlich keine scharfe Grenze."[1])

Die morphologischen Werke, namentlich Goebel's eigene Schriften, enthalten eine größere Anzahl von Beispielen für Heteroblastie. Manche davon, wie die Ontogenese der Laubmoose oder die Entwickelung der phyllodinen Acacien, sind als Paradigmen allgemein geläufig. Wie weit aber die Heteroblastie bei den Pflanzen reicht, scheint weniger bekannt zu sein. Vielfach wird ihr Umfang offenbar unterschätzt. Tatsächlich ist Heteroblastie, wenigstens bei den Dikotylen, sehr verbreitet und jedenfalls häufiger als strenge Homoblastie.

Bei den heteroblastischen Arten entsprechen dem relativen Alter des Individuums bestimmte Formen seiner vegetativen Gestaltung: Jugendformen und Folgeformen hat man mit Goebel bisher unterschieden; doch erscheint es notwendig, sie beide dem allgemeinen Begriff der Helikomorphie unterzuordnen. „Helikomorphie" nenne ich eine Form, die sich in einer bestimmten Phase der vegetativen Entwickelung — d. h. bei einem bestimmten (relativen) Alter (ἡλικία) — einstellt. Dann, in Übertragung, bedeutet der Terminus auch generell die von den Phasen — dem Alter — abhängige vegetative Gestaltung.

[1]) Goebel in Organographie, S. 123.

Das Gesamtalter der vegetativen Entwickelung des Individuums (bezw. eines mehr oder minder selbständigen Sprosses), also Zahl und Wesen der Helikomorphien, bestimmt sich durch die Blütenreife. Nach der alten Lehre (S. 5, 9) galt es als etwas Specifisches, Unwandelbares. In der That sehe ich eine *Acacia melanoxylon* gewöhnlich mit gefiederten Jugendblättern anfangen, zur Phyllodien-Bildung übergehen und später erst Blüten bilden. Ebenso kann ich von *Valeriana dioica* erwarten, sie werde mit ungeteilten Blättern beginnen, darauf tief fiederspaltige Spreiten erzeugen und dann reif zur Blüte werden. Und so fort. Unbefangen also werde ich der Annahme zuneigen, die Blütenreife sei unwandelbar gebunden an die vollzählige Reihe der specifischen Laubgestalten, der specifischen Helikomorphien.

Doch diese Annahme muß sich als Irrtum erweisen, wenn die Ergebnisse des vorigen Abschnittes zu Recht bestehen. Die heteroblastischen Arten können dafür zum Prüfstein werden. Denn falls generative Reife und vegetatives Wachstum eine weitgehende Selbständigkeit von einander besitzen, falls ferner äußere Kräfte in ihr Verhältnis einzugreifen im stande sind, so werden die heteroblastischen Pflanzen am augenfälligsten davon betroffen werden. Dann wird jeder Wandel des Verhältnisses von Laub-Entwickelung und Blütenreife in ganz bestimmten Gestaltungen zu Tage treten.

In der That verhält es sich so. Es spiegelt sich jener Wandel in den Formen der heteroblastischen Arten mit ungetrübter Klarheit bis in feine Einzelheiten. Dafür wollen die folgenden Capitel den Beweis erbringen.

Um die Menge der Fälle besser zu überschauen, ordnen wir sie, rein vom praktischen Gesichtspunkt, nach dem organographischen Wesen der Helikomorphien in

1. Heteroblastien mit gehemmten Primärblättern
2. Heteroblastien mit gehemmten Folgeblättern
3. Heteroblastien mit Helikomorphien unbestimmten Charakters.

## 1. Heteroblastien mit gehemmten Primärblättern.

### a) Fälle von exogener Bedingtheit.

*Ranunculus.* — *Marsilia* und *Regnellidium.* — *Alismataceae.* — *Limosella aquatica.* — *Bidens radiatus.* — *Alchemilla.* — *Euphrasia* und der Saison-Dimorphismus. — *Hakea* Sect. *Conogynoides.* — *Grevillea* Sect. *Manglesia.*

**Ranunculus.** (Fig. 2.)

Für das Wesen vieler ontogenetischer Blatt-Metamorphosen liefert *Ranunculus sceleratus* L. ein sehr typisches Beispiel.

Die Pflanze ist bei uns einjährig und gelangt sehr leicht zur Keimung. Die jüngsten Primärblätter *(I)* bringen bereits den

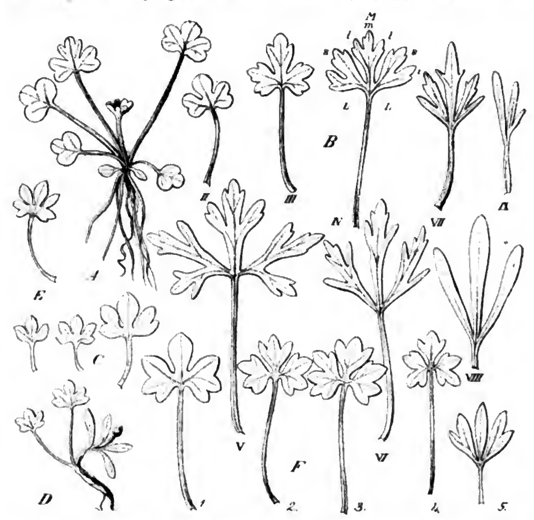



Fig. 2. Blattfolge bei *Ranunculus*. *A*, *B* *Ranunculus sceleratus* L.: *A* Keimpflanze, Topfkultur von WINKLER 1857. — *B II—IV*, *VII* und *IX* Blattfolge eines 15 cm hohen blühenden Exemplares von Warschau, leg. KARO. — *V*, *VI*, *VIII* höhere Stufen der Blattfolge eines 20 cm hohen blühenden Exemplares aus dem Main-Gebiet, leg. MARTIN. — *C Ranunculus pygmaeus* Wahlenb., Blattfolge eines 2,5 cm hohen Exemplares aus den Alpen: Krimmler Tauern, 2500 m (KERNER Fl. exsicc. Austro-hungar. n. 1715). — *D Ranunculus pygmaeus* Wahlenb., 1,5—2 cm hohes Exemplar aus den Gebirgen Herjedaliens, leg. THEDENIUS 1842. *E*, *F Ranunculus pygmaeus* Wahlenb. von Orlov in Lappland, bei 67° 12' leg. A. O. KIHLMAN am 8. Juli 1889 (Herb. Mus. Fenn. n. 243): *E* Meist entwickeltes Blatt einer 4,5 cm hohen blühenden Pflanze. *F* 1—5 Blattfolge einer 8 cm hohen blühenden Pflanze von gleichem Standort.

Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

ternaten Grundplan des Laubes zum Ausdruck (Fig. 2 *A*): es findet sich ein Mittellappen *(M)* und zwei Seitenlappen *(L)*. Daran schließen sich folgende Stufen (Fig. 2 *B*):

*II*. *M* ungeteilt. *L* mit zwei ungleichen Seitenlappen: *s* und *i*.
*III*. *M* ungeteilt. *L*: *s* und *i* je zweilappig.
*IV*. Segmentierung tiefer hinabreichend.
*M* gelappt in *m* und *l*. *L*: *s* dreilappig. *i* zweilappig.
*V*. Segmentierung noch tiefer hinabreichend.
*M*: *m* dreilappig. *l* je zweilappig. *L*: *s* dreilappig. *i* zweilappig.

Darauf folgen in der Regel die aus Fig. *VI*—*IX* ersichtlichen Reductionen in Blattstiel- und Spreiten-Gliederung.

Die vergleichende Beobachtung des *Ranunculus sceleratus* schon in Mittel-Europa lehrt, oft in einem einzigen beschränkten Areal, daß nicht jede Ontogenie diese Stufen, diese Helikomorphien, sämtlich zu erreichen und durchzumachen braucht. In Fig. *B II*—*IV*, *VII*—*IX* ist die Laubfolge eines Individuums analysiert, das bei Warschau gesammelt wurde. Es ist ein 15 cm hohes, wenig verzweigtes Exemplar; sein Laub erreicht nur die Stufe *IV*. Daneben sind die Aequivalente von einer 20 cm hohen Pflanze aus dem Mainthal abgebildet: sie gelangt schon bis Stufe *V*.

Bei der großen Polymorphie des *Ranunculus sceleratus* dürfte die Auffindung noch höherer — oder auch niederer — Stufen mit Sicherheit zu erwarten sein; doch habe ich gegenwärtig keine Belege solcher Fälle zur Verfügung.

Neben *Ranunculus sceleratus* erscheint in den systematischen Werken als verwandte Species *Ranunculus pygmaeus* Wahlenb. Ihr Autor bemerkt bereits in der Beschreibung, wie ähnlich sie sich sähen in Größe und Gestalt der Blüten. „Totus flos ejusdem fere magnitudinis et figurae ac in *R. scelerato*." (Flor. Lappon. p. 158.)

Geographisch sind beide Arten beschränkt auf die nördliche Halbkugel, schließen sich dabei jedoch in ihrem Vorkommen annähernd aus. *Ranunculus sceleratus* ist zwischen rund 20—60° n. Br. rings um die Erde verbreitet, vorwiegend ein Bewohner des Tieflandes und in den heißen Niederungen von Bengal eben so heimisch wie in Norddeutschland oder Dahurien, auch auf dem Hochlande von Abessinien noch in Gedeihen. *Ranunculus pygmaeus* dagegen beginnt sein Haupt-Areal erst mit dem 60° n. Br., ist also ein arktischer Typus; südlich besitzt er nur in den Hochgebirgen (Alpen, Tatra) vereinzelte Exklaven von offenbar glacialer Herkunft.

Die Ontogenie von *Ranunculus pygmaeus* (Fig. 2 *C—F*) wiederholt die selben Züge wie die von *R. sceleratus*; auch bei ihr ist das Ende des Wachstums, die Blühbarkeit, nicht an eine bestimmte Helikomorphie gekettet. Nur wird nirgends das für *R. sceleratus* gewöhnliche Niveau erreicht. Die vegetativ am fortgeschrittensten Exemplare des Berliner Herbariums (Fig. 2 *E, F*), aus Lappland vom 67. Grade stammend, gelangen (bei 8 cm Höhe) bis etwa zur Stufe *IV* der *Sceleratus*-Reihe. In anderen Gegenden bleibt die Blatt-Skala noch viel tiefer stehen: da bildet Stufe *II* den Abschluß. Namentlich die nivalen Standorte innerhalb der Alpenkette liefern solche primitiven Zwerg-Exemplare; in Fig. 2 *C* bilde ich das Laub eines 2,5 cm hohen Individuums ab, welches aus den Krimmler Tauern stammt. Von Skandinavien liegen mir aus höheren Gebirgslagen Exemplare (Fig. 2 *D*) vor, die noch etwa 1 cm niedriger bleiben und in ihrem Laube kaum die Stufe *II* überschreiten.

Im Kreise des *Ranunculus sceleratus-pygmaeus* also erfolgt die Blütenreife zwischen Blattstufe *II—V* je nach den waltenden Bedingungen von Klima und Standort, je nach der Länge der verfügbaren Vegetations-Zeit. Es resultieren bedeutende Unterschiede in der Tracht und der morphologischen Höhe der Individuen oder Rassen; aber sie lassen sich alle epharmonisch in Beziehung setzen.

Mittelbar ist das von hohem Interesse für die Beurteilung der „Arten" innerhalb der so umfangreichen Gattung *Ranunculus*.

In formaler Hinsicht ist auf die vielen Brücken zwischen ihren Blattgestaltungen schon von Bitter hingewiesen worden, in seinen „Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen" (Flora 1897, 223), einer anregenden Arbeit, in der man mancherlei Material für unsere Fragen findet. Ich entnehme ihr eine orientierende Stelle (S. 228): „Wie an einer und der selben Pflanzenspecies von dem wohlentwickelten Laubblatt aus nach beiden Seiten, nach unten hin zu den Grundblättern, nach oben hin zu den höheren Stengelblättern, die Formen immer einfacher werden, so gibt es auch innerhalb mancher Gattungen, z. B. *Ranunculus*, Artenreihen, welche diesen allmählichen Übergang vom Grundblatt zum mittleren, von diesem zum höheren Stengelblatt, in der Weise zum Ausdruck bringen, daß jede einzelne Art hauptsächlich nur eine dieser verschiedenen Bildungs-Stufen repraesentiert. Würden wir also z. B. für die Stengelblätter von *Ranunculus Flammula* Aequivalente finden bei den Blättern anderer Ranunceln in höheren

Stengelregionen, so treffen wir andererseits besonders zwergige *Ranunculus*-Arten, deren Laubblätter den Wurzelblättern anderer Species entsprechen. *Ranunculus hyperboreus* Rottb. erinnert an *Batrachium hederaceum.*"

Zur richtigen Auffassung dieses Citates sei bemerkt, daß Bitters Betrachtung ganz andere Ziele hatte als unsere, daß es sich ihm nur um eine „constructive Betrachtung handelte, welche in dem Nebeneinander der Gestalten besonders die Übergänge hervorzuheben strebt". Die realen Grundlagen aller jener Beziehungen bilden gar nicht den Gegenstand seiner Untersuchungen.

Immerhin aber weist Bitters Methode auf Verhältnisse hin, die dem oben an *Ranunculus sceleratus* festgestellten Tatbestand analog zu sein scheinen und nur der oekologischen Untersuchung bedürfen, um in ihrer wahren Bedeutung erkannt zu werden.

Außerdem freilich ist dazu noch ein zweites erforderlich: ein tieferer Einblick in das systematische Gefüge der Gattung, als wir ihn heute besitzen. Eine gründliche Monographie von *Ranunculus* ist längst ein Bedürfnis; sie erst würde die Lösung dieser Aufgaben vorbereiten und ermöglichen.

Wir könnten somit den Gegenstand verlassen; doch möchte ich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der später näher ins Auge gefaßt werden muß: ich meine die Vielförmigkeit von vegetativ primitiven *Ranunculus*-Arten in den Floren der südlichen Hemisphaere. Auf den südlichen Anden z. B. giebt es einige Species, deren Laub bei ungeteilter dreizähniger Spreite den Primärblättern etwa unseres *Ranunculus arvensis* entspricht: so *R. minutus* Gay (Chile), *R. monanthos* Phil. (Chile). Andere Arten bleiben noch tiefer stehen, indem die Blattspreite überhaupt keine Gliederung mehr zeigt. *Ranunculus hydrophilus* Gaud., auf den Falklands-Inseln heimisch, hat löffelförmige Blätter. Ähnlich, doch noch reducierter, erscheinen *R. humilis* Hook. et Arn. aus Chile und *Ranunculus limosella* F. v. M. von Neu-Seeland, deren Tracht durch den Species-Namen bezeichnet wird. An die Vorkommnisse bei *Limosella* (S. 32) erinnert endlich auch *Ranunculus Moseleyi,* eine aquatische Art von Kerguelen, die schon Bitter (l. c. Flora 1897, 227) angeführt hat; bei ihr bildet die Spreite nur noch eine kaum wahrnehmbare Abflachung des runden Blattstiels.

Alle diese sind zwergige Arten, die mit äußerst primitiven Phasen des vegetativen Daseins Blütenreife verbinden. Analoge Fälle, doch minder extremen Gepräges, liefern manche der alpinen

Arten des Genus, die wir als Zierden unserer europäischen Hochgebirge kennen (*Ranunculus alpestris* mit Verwandten, *R. parnassifolius*).

**Marsilia** und **Regnellidium** (Fig. 3).

Die Gattung *Regnellidium* Lindman (in Arkiv för Botanik III No. 6, Stockholm 1904) wurde von ihrem Autor auf eine Marsiliacee begründet, welche durch die Blätter von allen Arten der alten Gattung *Marsilia* abweicht. *Regnellidium diphyllum* nämlich zeichnet sich aus, wie es in der Original-Diagnose heißt „foliis, quae semper 1-jugo-composita, foliolis Bauhiniae instar dextrorsum et sinistrorsum divergentibus, et venulis perfecte liberis" (Fig. 3 *D*).

Weitere Unterschiede liegen in dem Keimungs-Modus, der sich bei *Regnellidium* einfacher gestaltet, als bei den in dieser Hinsicht best bekannten Arten von *Marsilia (M. quadrifolia* und *M. Drummondii)*. Lindman sieht darin eine Annäherung an *Pilularia;* doch scheint mir sonst der ganze Bau des Sporokarps dem von *Marsilia* so entsprechend, daß ich eine engere Verbindung mit *Pilularia* nicht annehmen möchte. Viel eher wäre zu erwarten, daß man bei *Marsilia* selbst noch Analoga zu dem Keimungs-Modus von *Regnellidium* finden wird, eine Möglichkeit, die Lindman selbst (l. c. S. 8) als „nicht ausgeschlossen" erwähnt.

Doch wie dem nun sein mag, schon heute sind die Beziehungen von *Regnellidium* zu *Marsilia* ganz unverkennbar. Lindman geht bereits darauf ein und äußert sich darüber (l. c. S. 10) in folgenden Sätzen: „Verschiedene Umstände deuten darauf hin, daß *Regnellidium* ein Prototypus der Gattung *Marsilia* ist. Ich kann nicht umhin, hier nochmals an die 2-teilige Blattspreite von *Regnellidium* zu erinnern. Bei völlig entwickelten Pflanzen von *Marsilia* kommen 2-teilige Blätter nicht vor, die Keimlinge aber fangen mit einfachen, alsdann mit zweiteiligen submersen Blattspreiten an, um dann sogar 2-teilige Schwimmblätter zu erzeugen. In Bezug auf die Blattbildung steht also *Regnellidium* gewissermaßen auf dem Entwickelungsgrade des *Marsilia*-Keimlings."

Doch glaubt Lindman immerhin in der Aderung eine durchgreifende Differenz zu sehen. Er hält die „venulae perfecte liberae" für einen auszeichnenden Charakter des *Regnellidium*. Er erwähnt, daß er eine Keimpflanze von *Marsilia diffusa* Lepr. (Hort. bot. Berol., leg. Al. Braun) untersucht und gefunden habe, daß „alle Blattspreiten dieser Keimpflanze, auch die einfachen, anastomosierende

Adern" haben. Das bestärkte ihn darin, in der Blattaderung einen Haupt-Unterschied zwischen *Regnellidium* und *Marsilia* zu sehen. Er sagt in der Beschreibung von *Regnellidium* (l. c. 4): „Die Blattnerven sind wiederholt dichotomisch verzweigt und entbehren Anastomosen. (Die Gattung *Marsilia* ist dagegen in ihrem ganzen Umfange durch anastomosierende Nerven charakterisiert.)"

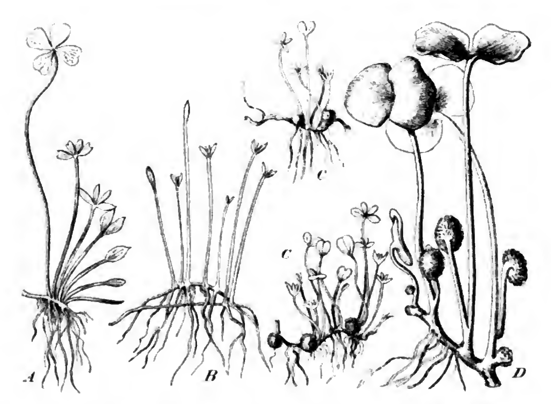



Fig. 3. Blatt-Folge bei *Marsilia* und *Regnellidium*. *A Marsilia elata* A. Br. Keimpflanze, aus Kultur, leg. ALEX. BRAUN. *B Marsilia uncinata* var. *texana* A. Br. Keimpflanze, aus Kultur, leg. ALEX. BRAUN. *C* Fertile Pflanzen von *Marsilia paradoxa* Diels aus West-Australien, Gascoyne River, leg. L. DIELS n. 3723. — *D* Teil einer fertilen Pflanze von *Regnellidium diphyllum* Lindm. (nach LINDMAN in Ark. f. Botan. III S. 3. fig. 1).

Alle Belege außer *D* im Botan. Museum zu Berlin.

Diese Festsetzungen mögen bei *Marsilia diffusa*, auf die sich LINDMAN beruft, auch für die Jugendform ihre Geltung haben. Sie treffen aber keineswegs zu auf die gesamte Gattung *Marsilia*. Das sieht man an A. BRAUNS Culturen, die jetzt im Berliner Herbarium aufbewahrt werden. Von diesen sind in Fig. 3 *A* und *B M. elata* A. Br. (Hort. Berolin. 1875) bezw. *M. uncinata* var. *texana* A. Br. (Hort. Berolin. 1873) zur Darstellung gebracht. Beide Pflanzen

beginnen mit ungeteilten Spreiten, haben dann zweiteilige und endlich vierteilige Spreiten. Besonders bei *M. elata* überzeugt man sich ganz leicht, daß die Adern in den Blättern dieser Protophylle keineswegs immer anastomosieren, sondern in der Regel frei sind: wie bei *Regnellidium!*

Schließlich also würde nichts im Wege stehen, in *Regnellidium* eine fertile Jugendform des *Marsilia*-Typus zu sehen. Und diese Auffassung hat die beste Berechtigung, weil auch bei *Marsilia* entsprechende Fälle zur Beobachtung gelangen. Es ist nämlich unrichtig, daß „bei völlig entwickelten Pflanzen von *Marsilia* zweiteilige Blätter nicht vorkommen".[1])

Ich habe Anfang August 1901 unweit der Gascoyne-Mündung in West-Australien eine sonderbare *Marsilia* gesammelt (*M. paradoxa* Diels, n. 3723 in Herbar. Berolin.), deren Eigenschaften aus Fig. 3 *C* ersichtlich werden. Die kleine Pflanze trägt vollkommen fertige Früchte, ihre Belaubung jedoch zeigt vielfach noch die Jugendform. Es kommen ungeteilte — teils ganzrandige teils eingeschnittene — Spreiten vor; dann giebt es zweiteilige — also die Analoga zur *Regnellidium*-Stufe — und endlich vierteilige, welche der sogenannten normalen entsprechen würden. Fig. 3 *C* erläutert diese Helikomorphie näher. Der Standort der *Marsilia paradoxa* liegt in einem Gebiete von neunmonatlicher Trockenzeit; es war eine kleine Schlammpfütze, an deren Rand sie wuchs. Also ein Medium von zeitlich eng begrenzten Vegetations-Möglichkeiten.

Unter diesen Bedingungen ist *Marsilia*, noch im Besitze jugendlicher Blattformen, bereits reif geworden und trägt Früchte. Es ist ein Seitenstück zu dem Vorgang, der bei der Entwickelung des sogenannten *Regnellidium* stattgefunden hat. Der einzige Unterschied liegt nur in der größeren Stabilität bei *Regnellidium*, wo sich stets die bifoliolate Phase der Blatt-Entwickelung mit der Blütenreife combiniert.

### *Alismataceae.*

Die Alismataceen sind wegen ihres Polymorphismus mehrfach behandelt worden. Die jüngste, nach experimenteller Seite sehr umfassend durchgeführte Darstellung von Glück (Biol. und morphol. Untersuch. über Wasser- und Sumpf-Gewächse I. Jena 1905) liefert manche Ausbeute für unser Problem.

---

[1]) Lindman in Arkiv för Botanik III No. 6, p. 10.

Glück zeigt, wie die Laubfolge seiner Versuchspflanzen vom linealen (spreitenlosen) Bandblatt-Typus zu verschiedenen, epharmonisch bedingten Formen des Spreitenblattes gelangt. Dem Verhältnis des Blühens zu diesen Helikomorphien widmet er (S. 252) den Abschnitt „Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenständen und Laubblättern". Dabei sucht er u. a. die verschiedenen Gestaltungs-Phasen nach ihrer physiologischen Bedeutung, ihrer Rolle „bei der Ernährung der Blütenstände" zu bewerten, eine Betrachtungsweise, die ich für unzulässig halte. Sehr brauchbar aber scheint mir das tatsächliche Material.

Es ergiebt sich, daß schon das Stadium des linealen Blattes sich mit dem Blühen combinieren kann. *Sagittaria teres* Watson trägt sogar niemals andere Blätter als drehrund-lineale (l. c. S. 296). Bei untergetauchter Lebensweise können „von den acht untersuchten Arten vier auf dem Wasserblatt-Stadium zur Blüte gelangen" (S. 252). Häufig aber verwirklicht sich das nur bei *Alisma graminifolium* Ehrh.; seine *f. angustissimum* Aschers. et Graebn. trägt bei reichlicher Bildung submerser linealer Bandblätter, ohne Schwimm- oder Luftblätter, normale Blüten. Die drei übrigen jener Arten, *Echinodorus ranunculoides*, *Elisma natans* und *Sagittaria sagittifolia*, schreiten nur „selten und ausnahmsweise auf dem Wasserblatt-Stadium zur Blüte" (S. 252).

Dagegen giebt es terrestrische Formen, deren Blätter sich morphologisch nur wenig über die Phase des linealen Blattes erheben. Dahin rechne ich „Hungerformen", wie sie Glück auf Taf. II Fig. 15 von *Echinodorus ranunculoides* (L.) Engelm. abbildet und als *f. pumilus* Glück beschreibt. Sie kamen in der Cultur „recht häufig" zur Beobachtung. „Jedes Exemplar bildete 3—5 (7) Laubblätter, die lineal-lanzettlich waren, 1,5—3 cm lang und 1,5—3 mm breit wurden. Blütenstände werden 1 (selten 2) erzeugt, von 2,7—5 cm Höhe und aufrechter Stellung. Sie erheben aus ihren unscheinbaren Hüllen 1—2 ebenfalls senkrecht stehende große Blüten. Sämtliche Blüten setzen Früchte an." Übrigens bilden sich entsprechende Formen auch in der freien Natur. Glück giebt an, im Herbar zwei derartige Individuen von Hüls (Rheinprovinz) gesehen zu haben (l. c. S. 93).

Viel allgemeiner noch wird Variabilität der Verkettung von Blüte und Laubform bei den höheren Helikomorphien, bei den Spreitenblatt-Bildungen. Das ist nach dem Vorhergegangenen so verständlich, daß nähere Daten entbehrlich sein dürften.

Der Familie der Alismataceen verdanken wir also wertvolle Nachweise für die relative Unabhängigkeit von vegetativer Gestaltung und Blütenreife. Und solche Belege sind hier so zahlreich und so schlagend, weil diese Gewächse mit größerer Elasticität ihr Leben einzurichten wissen, als es dem gewöhnlichen Durchschnitt möglich scheint. Bei ihnen wird von der „potentiellen Variationsbreite“ ein großer Teil verwirklicht. Die meisten Pflanzen sind dazu nicht befähigt; sie müssen erst durch künstlichen Eingriff aus der Begrenztheit ihrer engen Daseins-Sphaere erlöst werden.

**_Limosella aquatica_** (Fig. 4).

Die Ontogenese von *Limosella aquatica* L. (Scrophular.) bietet große Ähnlichkeit mit der Entwickelung vieler Alismataceen. Auf die kleinen linealischen Keimblätter folgen mehrere pfriemenförmige Primärblätter. Dann werden die Blätter sehr allmählich in dem vorderen Drittel breiter, und schließlich gelangt die bekannte schmal-oblonge Spreite zur Ausbildung. Fig. 4 *A*—*C* zeigt einige dieser Stadien. In ähnlicher Abstufung verläuft auch an den Stolonen die Blattfolge.

In unserer Heimat entfalten sich die Blüten meist erst nach der Vollendung der Folgeblätter; in den Beschreibungen und Herbarien findet man gewöhnlich nur dies Verhältnis berücksichtigt. Es ist aber nicht schwer festzustellen, daß in vielen Gegenden die Pflanze schon in viel früheren Stadien blühreif wird, daß die Reife der Blüte also nicht etwa die vorgeschrittenen Helikomorphien notwendig voraussetzt.

Im Berliner Herbarium liegt ein Bogen, auf dem ca. 16 Exemplare von *Limosella aquatica* befestigt sind, die A. von Chamisso 1830 bei Schöneberg unweit Berlin gesammelt hat, offenbar alle an ein und dem selben Standort. Fig. 4 *D* und *E* stellen zwei extreme Exemplare dieser Reihe dar; sie sind verbunden durch zahlreiche Zwischenstufen. Daraus geht hervor, daß unter gewissen Umständen bei *Limosella aquatica* vegetative Jugendform und Blütenreife sich in Einklang setzen können.

Die stufenweise Entwickelung derartiger Umstände liefert eine ganze Skala von Formen. Es ist daher nicht überraschend, wenn manche der vorliegenden Gestaltungen — allerdings ohne Zusammenhang — von den Floristen hervorgehoben und beschrieben wurden.

Um eine extreme Form z. B. handelt es sich bei *Limosella tenuifolia* Hoffm. Die Diagnose dieser Pflanze findet sich in G. H.

Hoffmann, Deutschlands Flora I, 2 (1804) S. 29, 30: „minutissima vix uncialis plantula, folia angustissima"; sie wurde gesammelt bei Schweinfurt von Wolf. Zweifellos ist eine Form gemeint, die der oben erwähnten Pflanze Chamissos entspricht. Auf Grund von

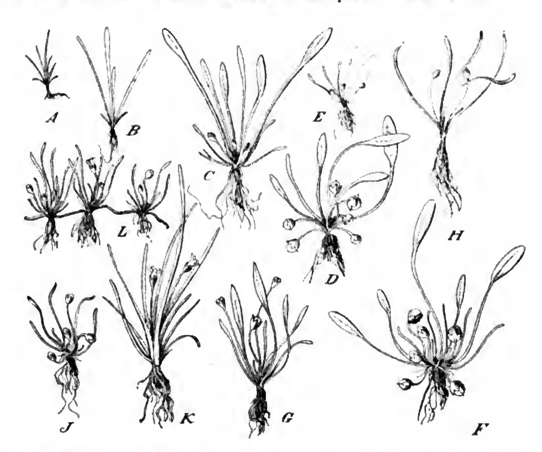



Fig. 4. Formen des Kreises der *Limosella aquatica* L.: *A, B, C* Helikomorphie der Keimpflanze. Sachsen, unweit Schandau, 2. August 1876, leg. Winkler. — *D, E* zwei blühende Exemplare. Schöneberg bei Berlin, leg. A. von Chamisso — *F Limosella „aquatica"*. Polen, bei Czgstochau, August 1866, leg Karo. — *G Limosella „aquatica"*. Britisch Indien, bei Kashmir, C. B. Clarke n. 28601. — *H Limosella „aquatica* var. *tenuifolia"*, bei St. Petersburg, 28 August 1857. — *I Limosella „tenuifolia* Nutt." Argentina: Sierra de Cordoba, in Regenwasser-Lachen, 13. Februar 1876, leg. G. Hieronymus. — *K Limosella „tenuifolia* Nutt.". Chile: Valdivia, Januar 1898, leg. C. Reiche. *L* ebendort, in stagnierenden Gewässern der Wasserscheide, 1800 m, Mai 1897, leg. C. Reiche.

Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

nordamerikanischem Material hat 1818 Nuttall eine genauere Diagnose der *Limosella tenuifolia* publiciert, und dadurch ist sie viel bekannter geworden. Wieder aber unterscheidet sie sich nur durch die mehr oder minder filiformen Blätter von der gewöhnlichen Form. Nach Bentham (in De Cand. Prodromus X 427) ist sie

„forte *L. aquaticae* varietas". Diese Frage der systematischen Praxis beschäftigt uns nicht; auch kann sie vorläufig nicht erörtert werden.

Es muß erst festgestellt werden, was eigentlich unter *L. tenuifolia* zu verstehen sei. Es giebt nämlich in der Gattung *Limosella* sehr zahlreiche Formen, die der Diagnose von *L. tenuifolia* entsprechen und tatsächlich dieser „Art" eingeordnet worden sind (vgl. Fig. 4 *H—K*). Um von ihren Bedingungen ein Bild zu gewinnen, habe ich die geographische Verbreitung dieser Formen untersucht. Ich finde sie in manchen Gebieten der Erde vorherrschend, so im südlichen Afrika und Madagascar, im südlichen Australien und auf Neuseeland, auf den subantarktischen Inseln (Kerguelen, Falkland Inseln), in Argentina und im Anden-Gebiete von Südamerika. Außerdem aber entdeckt man fast im ganzen Bereich des *Limosella*-Areales Punkte, wo entsprechende Formen vorkommen. Ich habe sie gesehen aus dem atlantischen Nordamerika (Philadelphia, Nantucket Island) und aus Mexico. Die oben erwähnten Pflanzen aus Deutschland gehören dazu. Und die als *Limosella borealis* von Lessing bezeichnete Form aus dem südlichen Sibirien, die ich auch aus der Gegend von Petersburg (Fig. 4 *H*) kenne, fügt sich dem selben Kreise ein.

Aus dieser Verbreitung der tenuifoliaten Limosellen läßt sich entnehmen, daß sie ihr Dasein verschiedenartigen äußeren Bedingungen verdanken; teils sind dabei klimatische Momente maßgebend, teils rein lokale oder gar temporäre Einflüsse des Standortes.

Alle die resultierenden Formen stimmen in der pfriemenförmigen Gestaltung des Laubes und in der Beschaffenheit der Blüten überein. Trotzdem sind sie nicht ganz gleichwertig, und das ist nach der Mannigfaltigkeit der wirksamen Agentien nicht überraschend.

Das in Fig. 4 *E* dargestellte Exemplar Chamissos, von dem wir ausgingen, besitzt durchaus primäres Laub, d. h. die Homologen der fertigen Spreitenblätter sind überhaupt nicht zur Entwickelung gelangt. Es kann aber auch vorkommen — wie es ja bei den Alismataceen so häufig ist —, daß der Unterschied zwischen Folgeblättern und Primärblättern sich wenig oder gar nicht entfaltet, weil die Folgeblätter epharmonisch modificiert werden. Solches geschieht, wenn sie untergetaucht bleiben; und das ereignet sich nach den Angaben der Sammler nicht gerade selten; ich habe es selbst in Südwest-Australien beobachtet.

Welcher von beiden Fällen bei einer gegebenen Pflanze nun vorliegt, das wird sich in praxi oft schwer entscheiden lassen.

Aber es ist auch nicht von wesentlicher Bedeutung. Denn überall bietet sich doch schließlich das gleiche Ergebnis: Im Bereiche der *Limosella aquatica* erfolgt die Blüten-Reife unabhängig von der Stufe, welche die Blatt-Entwickelung erreicht hat.

**Bidens radiatus** (Fig. 5).

Die drei in Mittel-Europa einheimischen Arten von *Bidens* (*B. tripartitus* L., *B. radiatus* Thuill. [non DC.] und *B. cernuus* L.) sind den Floristen als habituell sehr polymorphe Species bekannt. Es werden schon in der älteren Literatur mehrere „Varietäten“ aufgeführt, doch war ihre Abgrenzung von einander und von den normalen „Typen“ häufig recht unbefriedigend. Man hatte es meist unterlassen, den Entwickelungsgang und die standörtlichen Beziehungen näher zu verfolgen.

Die Ontogenie aber bietet manche Aufklärung. Ihre wesentlichen Phasen folgen sich nach ähnlichen Regeln, wie sie etwa für *Ranunculus* gelten.

*Bidens radiatus* erzeugt nach den Keimblättern ein paar ungeteilte, längliche, ganzrandige oder beiderseits mit einem Zahn versehene Primärblätter (Fig. 5 *A*). Darauf folgt unter günstigen Bedingungen schon ein dreiteiliges Folgeblatt; bei dieser Form bleibt die Belaubung häufig stehen (vgl. Fig. 5 *B*, *C*). Mitunter aber schreitet sie durch abermalige Dreiteilung des End-Segmentes zu fünfzähliger Spreite vor: so an den von Čelakovský bei Chudenic in Böhmen gesammelten, in der Flora exsiccata austro-hungarica unter No. 3067 ausgegebenen Individuen (Fig. 5 *D*). Die Blüten-Exemplare der dreiteiligen Form, von welcher Fig. 5 *C* entnommen ist, sind 25—30 cm hoch; die Čelakovskýsche Pflanze ist etwas höher (bis 35 cm).

Diese wandelbare Species aber blüht — wie die anderen *Bidens* unserer Flora — schon viel früher. Fig. 5 *E* zeigt ein 6 cm hohes Pflänzchen in Blüte; im Berliner Herbar existiert ein 2,5 cm Individuum von dem selben Standort. Beide sind Original-Pflanzen der von Domin in Sitzungsber. k. Böhm. Gesellsch. Wiss. Prag 1905 (S. 34 des S. A.) publicierten *f. perpusillus* Domin.

Sie wird charakterisiert „caule simplici tenuissimo recto pro more 4—8 cm alto, foliis anguste lanceolatis oblongis vel indivisis integerrimis vel utrinque dente unico instructis, caulibus omnibus monocephalis, capitulis minimis vix 4—5 mm latis longisque“.

Diese Diagnose und Fig. 5 *E, F* lehren, wie **vollständig diese Form dem Jugendstadium von besser entwickelten Geschwistern entspricht.**

Ihre Lebensbedingungen sind durch DOMINS Angaben genau bekannt: „auf dem nackten sandigen Teichboden bei dem Teiche




Fig. 5. ***Bidens radiatus*** Thuill. *A, B* Zwei Stadien des Sämlings, Berliner Botan. Garten 1889, leg. WINKLER. — *C* Blatt der Endform, von Vorlik im südl. Moldauthal, August 1902, leg. DOMIN. – *D* Blatt der Endform, von Chudenic „ad piscinas“, leg. ČELAKOVSKY in Fl. exsicc. austro-hungar. n. 3067. — *E, F* Zwei Pflanzen der *f. perpusillus* Domin, von Wittingau auf nacktem Teichboden bei Ptači blata, 31. Juli 1902, leg. TOCL communic. DOMIN. — Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

„Ptači Blata“ bei Wittingau in Menge . . . . Weiter in den sumpfigen Röhrichtbeständen stand der hohe, reich verästelte *Bidens radiatus typicus*“. Der räumlich enge Zusammenhang des „Typus“

und der reducierten „Form“ ist von besonderem Interesse. Er stellt den gemeinsamen Ursprung außer Zweifel.

Die Eigentümlichkeiten solches nackten Teichbodens, auf die nach vielen Früheren auch Domin selbst eingegangen ist,[1]) sind mannigfacher Natur. Für die wesentlichsten haben wohl zu gelten die späte Trockenlegung des Standortes und seine Beleuchtungs-Verhältnisse: das erste kommt einer beträchtlichen Verkürzung der Vegetations-Zeit gleich, das zweite beeinflußt unmittelbar das vegetative Wachstum und noch mehr die Blütenreife. Deshalb bietet gerade diese „Formation“ und ähnlich geartete Bestände wertvolle Ausbeute für unsere Frage. Ich verweise auf *Limosella* und bitte im Abschnitt 3 *Utricularia* zu vergleichen. Überhaupt sind die „amphibischen“ Pflanzen wertvoll für uns. Aber meines Erachtens nicht, weil bei ihnen die der Formbildung zugrunde liegenden Kausalverbindungen „besondere, von denen anderer Pflanzen abweichende sind“, wie ein Kritiker von Klebs[2]) gemeint hat, sondern weil die verschieden bedingten Reaktionen hier räumlich so nahe zusammenrücken und daher unserer Beobachtung so viel leichter zugänglich sind.

Von *Bidens* giebt es übrigens auf Teichboden oder auf kahlem Torf usw. offenbar mehrere heterogene Zwergformen. Ich nenne *Bidens tripartitus* L. var. *tenuis* Turcz. und var. *pumila* Roth, sowie *B. cernuus* β *minimus* Willd. Sie alle zeigen organographisch das selbe Gepräge wie die oben behandelte Form; es ist also eine nähere Erörterung kaum notwendig. Sie wäre außerdem nicht ganz einfach, da die wahren verwandtschaftlichen Verhältnisse jener „Varietäten“, wie erwähnt, keineswegs aufgeklärt sind. Auch ihre Abhängigkeit von lokalen Ursachen oder von weiter wirkenden geographischen Momenten ist nicht erforscht. Eine nähere Prüfung aller dieser Dinge wäre von mehrseitigem Interesse. Sie hätte auch auf die noch unerledigte Frage einzugehen, wie und wo sich der echte *Bidens cernuus* L., mit ungeteilten Blättern, in das Formennetz dieser ganzen Gruppe einfügt; jedenfalls muß dafür die Jugendform als Ausgangspunkt angenommen werden.

### *Alchemilla* (Fig. 6).

In seinem Aufsatz „Sur les Alchimilles subnivales“ (Bull. Herb. Boissier II [1894] 34 ff.) hat R. Buser ein sehr bemerkenswertes

[1]) Beihefte Botan. Centralb. XVI (1904) 333.

[2]) Noll in Botan. Zeit. LXIII (1905) 198.

Ergebnis seiner Studien an *Alchemilla* mitgeteilt. Er weist dort einen gesetzmäßigen Parallelismus der Arten nach.

Innerhalb der europäischen Gruppen *Vulgares*, *Pubescentes*, *Calicinae*, *Alpinae* ordnen sich nämlich die Formen in drei „biologische" Klassen, die als die Normales, Subnivales, Truncatae bezeichnet

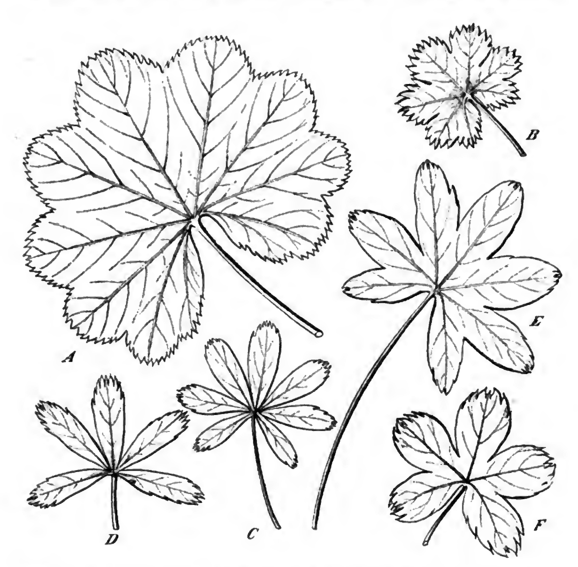



Fig. 6. Blatt-Form bei *Alchemilla*: *A A. coriacea* Buser aus dem Canton Freiburg (Schweiz), leg. F. Jaquet in Dörfler Herb. norm. n. 3622. — *B A. demissa* Buser, vom Gr. St. Bernhard am Col de Fenêtre de Ferret, 2500—2800 m, leg. F. O. Wolf in Dörfler Herb. norm. n. 3623. — *C A. alpina* L., vom Seeboden am Rigi, leg. G. Hieronymus in Herb. Berol. — *D A. subsericea* Reuter, vom Gr. St. Bernhard, 2400 m, leg. F. O. Wolf in Dörfler Herb. norm. n. 3611. — *E A. conjuncta* Babingt., vom Lac de Taney, 1200—1400 m, leg. F. O. Wolf in Dörfler Herb. norm. n. 3616. — *F A. conjuncta* Babingt. *f. truncata* Buser, vom Reculet auf felsigen Matten, leg. R. Buser in Dörfler Herb. norm. n. 3617.

Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

werden mögen. Structurell unterscheiden sie sich durch die Belaubung und durch den Bau der Leitbündel. Mit den Normales verglichen sind bei den Subnivales die Blätter kleiner an Fläche und mit tiefer reichender Lappung oder Zähnung versehen; d. h. der zwischen der Basis der Lappen und dem Blattstielansatz liegende Teil der Spreite ist verhältnismäßig schwächer entwickelt: das Blatt ist „fissiform" (vgl. Fig. 6 *B* und *D*). Die Leitbündel sind collateral, nicht concentrisch wie bei den Normales.[1]) Eine ähnliche Verkümmerung des Blattes zeigt die Facies der Truncatae, wenn man die Normales zum Maßstab nimmt (vgl. Fig. 6 *F*).

Die drei Klassen sind offenbar geographisch bedingt. Die Normales nämlich umfassen die Arten der Ebene oder der montanen Region; die Subnivales die der alpinen Höhenlagen; die Truncatae die Formen steriler Medien.

Nicht selten besitzt ein systematischer Typus seine Ausprägung in allen drei Klassen. So entspricht bei den *Vulgares* der normalen *Alchemilla coriacea* Buser (montan) die subnivale *A. demissa* Buser (Fig. 6 *A* und *B*). Bei den *Alpinae* steht neben normaler *A. alpina* L. die subnivale *A. subsericea* Reut. (Fig. 6 *C* und *D*). In der Abteilung der *Pubescentes* bilden *A. colorata* Buser und *A. intermedia* Hall. f. ein vorzügliches Beispiel: „von der fissiformen Entwickelung der *A. intermedia* abgesehen, besteht eine solche morphologische Gleichförmigkeit, daß ich keine andere unterscheidende Differenz anzuführen wüßte" (Buser l. c. 36). Und zu allen solchen Paaren kann gelegentlich als dritte Parallele eine „truncate" Nebenform zur Entwickelung kommen, welche morphologisch bedeutende Ähnlichkeit mit der subnivalen zeigt. Nur besteht der Unterschied, daß diese charakteristischen Züge bei den Truncaten in der Cultur bald verloren gehen, während sie von den Subnivales unter mannigfachen Versuchsbedingungen festgehalten werden.

In die Bedingtheit der structurellen Ähnlichkeiten zwischen den Truncatae und Subnivales gewinnt man einen Einblick, wenn man die Jugendformen der Normales zum Vergleiche heranzieht. Es ergibt sich nämlich, daß jene Übereinstimmungen bei den Primärblättern junger Normales wiederkehren: sowohl das „fissiforme" Wesen des Blattes wie der Bau der Leitbündel. „Vues sous ce jour, toutes les deux, la *f. truncata* et les espèces subnivales

---

[1]) Vgl. C. de Candolle in Bull. Herb. Boiss. I (1893) 485.

représentent une formation juvenile, quasi embryonnaire“ (Buser l. c. 42).

In den subnivalen und truncaten *Alchemilla*-Arten haben wir also vegetativ niedere Helikomorphien, die zur Blüte gelangen. Dies Verhalten ist bei den Subnivales stark fixiert, bei den Truncatae leicht abzuändern.

Auf diesen Unterschied legt Buser großen Wert. Ich finde aber, er erklärt sich leicht aus den Umständen. Die Subnivales sind seit unermeßlichen Zeiten den vegetationshemmenden Einflüssen unterworfen; die Truncatae, welche sich auf stark betretenen Pfaden, an trockenen Felsen usw. beobachten lassen, erscheinen dagegen wie etwas Gelegentliches, wie Schöpfungen von Gestern. Ihr ungleiches Verhalten in der kurzen Spanne von Cultur, die wir zu beobachten imstande sind, kann also nicht überraschen, und berechtigt nicht, die Truncatae grundsätzlich verschiedenartig zu betrachten.

Am Schlusse seiner Arbeit benutzt Buser seine Befunde zur Altersbestimmung der Alchemillen. Er wendet sich gegen den herkömmlichen Brauch, unter allen Umständen die Hochgebirgsformen von denen der Niederungen abzuleiten. „Jedenfalls ist bei den Alchemillen diese Betrachtungsweise nicht anwendbar. Hier stellen die eigentlich alpinen Arten, die der subnivalen Region, einen alten, primitiven Typus dar, die der unteren Lagen dagegen einen modernen, mehr entwickelten Typus.“

Der allgemeinen Kritik Busers an der üblichen Altersbestimmung alpiner Arten wird niemand die Berechtigung versagen. Aber daß seine Beweisführung für *Alchemilla* ebenso wenig zwingend ist, brauche ich wohl nicht näher auseinanderzusetzen. Das bloße Vorhandensein der truncaten Formen genügt zur Widerlegung, denn es bestätigt den Satz: Das Verharren einer Form auf vegetativ einfacheren Stufen giebt über ihr relatives phyletisches Alter keinerlei Aufschluß.

### *Euphrasia* und der **Saison-Dimorphismus.**

Bei dem Saison-Dimorphismus im Sinne v. Wettsteins wird eine eigenartige Form von Helikomorphie wirksam. Sie bietet manche Anklänge an den Parallelismus der Alchemillen (S. 38); ein Unterschied — der nicht einmal tief liegt — besteht darin, daß nicht räumliche, sondern zeitliche Bedingungen maßgebend sind. Die Erscheinung dieses zeitlich geordneten Dimorphismus findet sich nach

v. Wettstein, Murbeck und anderen Autoren bei *Gentiana* Sect. *Endotricha*, bei *Chlora* und bei mehreren *Scrophulariaceen: Euphrasia, Odontites* und *Alectorolophus.*

Wie bei jenen *Alchemilla* (S. 39), giebt es in allen diesen Gattungen gewisse Arten-Paare, deren Paarlinge in bestimmten Beziehungen zu einander stehen. Das Wesen des stets wiederkehrenden Verhältnisses hat v. Wettstein (in Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. XIII [1895] 303) an dem *Euphrasia*-Paar *E. Rostkoviana* und *E. montana* veranschaulicht. Ich entlehne seiner Darstellung die lehrreiche Gegenüberstellung der beiden Paarlinge (vgl. Fig. 7, I und II).

„*Euphrasia montana* (Fig. 7 I) ist eine sehr früh im Jahre, im April, Mai und Juni blühende Art. Der erst im Frühjahr desselben Jahres aus dem Samen auskeimende Stengel wächst daher rasch in die Länge und hebt die bei allen *Euphrasia*-Arten abgerundeten Primordialblätter *(P)* mit in die Höhe; die Folge davon sind die verlängerten Stengel-Internodien und die stumpfen Stengelblätter. Die Verzweigung erfolgt bei den meisten Arten der Gattung aus den Achseln der über den Primordialblättern folgenden Blätter *(B)*, sie erfolgt hier infolge der Streckung des Stengels im oberen Teile desselben. — *E. Rostkoviana* blüht erst im Sommer und Herbste. Die Stengel, welche zur selben Zeit wie bei *E. montana* den Samen verlassen, bleiben lange Zeit gestaut; kurze Stengel-Internodien, Häufung der Primordialblätter *(P)* an der Basis des Stengels, spitze Stengelblätter *(B)*, Verzweigung im unteren Stengelteile sind die Folge (Fig. 7 II).“

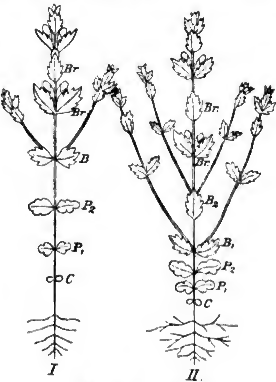



Fig. 7. I Schema einer frühblühenden, II einer spätblühenden *Euphrasia*-Art. *C* Cotyledonen. $P_1$ $P_2$ Primärblätter. *B* Folgeblätter. *Br* Hochblätter. (Nach v. Wettstein.)

Man sieht also, der Grundtypus des Paares erscheint in zwei helikomorph geprägten Formen, der einen im Frühjahr, der anderen im Spätsommer. Ihre Eigenschaften sind von v. Wettstein durch Cultur als (wenigstens vorläufig) erblich fixiert befunden.

Daß diese saisondimorphen Formen vorhanden sind, darin liegt ein Beweis für die Verschiebbarkeit des Verhältnisses von vegetativer Entfaltung und Blütenreife in den betreffenden Gruppen. Die Grundlage des Phaenomens ist also gemeinsam mit dem unserer übrigen Beispiele. Eigentümlich für jenen Saison-Dimorphismus bleibt die durch exogene Wirkungen (Überwuchertwerden, Heumahd) geschaffene Bevorzugung der frühesten und der spätesten Stadien. Die mittleren Helikomorphien sind durch Selektion mehr oder minder ausgemerzt, so daß der Di-morphismus und der Contrast der beiden Formen klar hervortritt.

Die Bedeutung des Saison-Dimorphismus „für die Bildung neuer Arten“ hat v. Wettstein treffend ausgeführt. Bis jetzt ist es der einzige Fall geblieben, daß helikomorphe Erscheinungen in ihrer Wichtigkeit für Wesen und Werden der „Species“ erkannt worden sind. Wir werden darauf zurückzukommen haben, wenn uns (im Abschnitt IV) die phylogenetische Bedeutung der Helikomorphie im allgemeinen beschäftigt.

---

Die bisher erörterten Fälle sind im Wesen so gleichartig, daß ihre Bedeutung zusammengefaßt dargestellt werden kann.

Ihre heteroblastische Entwickelung zeigt die niederen Stufen der Laub-Skala als Hemmungsbildungen der höheren. Das Verhältnis der Blütenreife zu dieser Laub-Skala ist wandelbar und wird epharmonisch geregelt. Geringfügige Ernährung oder Abkürzung der Vegetationszeit, verbunden mit starker Beleuchtung, hat frühe Reife zur Folge. Gegensätzliche Einflüsse schieben die Reife hinaus.

Daher bilden sich an sterilen Örtlichkeiten die truncaten Alchemillen (S. 39). Daher entstehen in der Nähe der Schneegrenze Formen wie *Ranunculus pygmaeus* (S. 26). Daher schreiten vegetative Hungerformen zur Blüte bei Alismataceen (S. 31) und bei *Limosella* (S. 32). Daher erfolgt die Sporenbildung bei vegetativ primitiven *Marsilia* (S. 30) oder *Bidens* (S. 35), wenn aus klimatischen oder edaphischen Ursachen die Vegetationszeit beträchtliche Verkürzung erleidet.

---

Ähnliche Beziehungen haben eine sehr weit reichende Bedeutung im Pflanzenreich. Sie lassen sich nicht immer mit solcher Klarheit erweisen, wie in den zuvor behandelten Fällen. Aber im Grunde treten stets wieder die selben Zusammenhänge hervor, und in zahlreichen Verwandtschaftskreisen zeigt sich die Geltung der selben Normen.

Um ein bestimmtes Beispiel zu gewinnen, wenden wir uns zu den Proteaceen. Diese Familie ist durch ihre vegetative Vielseitigkeit vor vielen anderen dazu geeignet. Sie führt ihren Namen mit gutem Recht, kein besserer konnte für sie ersonnen werden. Denn nicht nur die Laub-Verschiedenheit innerhalb der Familie und im Bereiche der einzelnen Gattungen geht über das Maß des Gewohnten hinaus, sondern auch die Ontogenesen enthüllen eine überraschende Wandelbarkeit der Formen. Das Material ist so umfangreich und doch teilweise noch so lückenhaft bekannt, daß ich mich von einer erschöpfenden Behandlung der Familie, soweit sie für unsere Probleme wertvoll wäre, notgedrungen fern halten muß. Ich greife zwei Beispiele heraus, die mir durch eigene Anschauung näher liegen, und die durch zugängliche Sammlungen nachgeprüft werden können; sie stammen aus den beiden größten der australischen Proteaceen-Genera, *Hakea* und *Grevillea*.

### *Hakea* Sect. *Conogynoides* (Fig. 8—10).

Innerhalb der Gattung *Hakea* fallen viele Arten durch stark heteroblastische Entwickelung auf. Ich hatte in Südwest-Australien günstige Gelegenheit, besonders die von Bentham (Flora Australiensis V 493) als *Conogynoides* bezeichnete Section näher kennen zu lernen. Diese in den Blüten einförmige, vegetativ aber ungemein polymorphe Gruppe zeigt namentlich in den Reihen der *Petiolares* und *Sessiles* eigentümliche Heterophyllien. Bentham charakterisiert für die „Arten“ dieser Verwandtschaft die Belaubung, welche ihr Hauptmerkmal bildet, folgendermaßen:

I. *Petiolares* (Fig. 8). Blätter breit, dreinervig und netzig, in einen deutlichen Blattstiel verschmälert
 Blätter dornig-gezähnt, Aderung vorspringend . . . *H. undulata*
 Blätter völlig ganzrandig
  Aderung vorspringend
   Blätter zugespitzt, Blattstiel lang . . . . . . . *H. petiolaris*
   Blätter kaum zugespitzt, Blattstiel kurz . . . . *H. neurophylla*
  Aderung undeutlich . . . . . . . . . . . . . . . *H. loranthifolia*

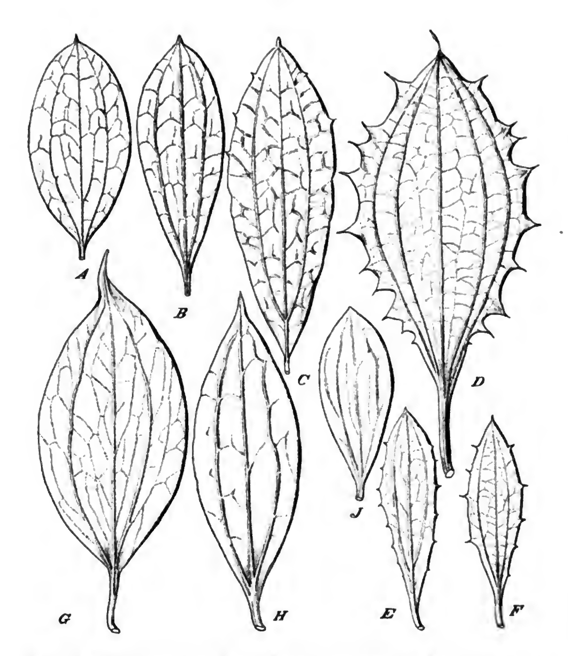



Fig. 8. Blatt-Formen bei *Hakea* Sect. *Conogynoides* Ser. *Petiolares*: *A—F Hakea undulata* R. Br. *A* Blatt eines Sämlings. *B—D* Stufen der Blattfolge einer 30 cm hohen fruchtenden Pflanze von Swan View, 17. Dezember 1900, leg. Diels n. 1897. *E, F* Endform der Blattfolge einer 1 m hohen fruchtenden Pflanze von Dandaragan, 4. Dezember 1901, leg. Diels n. 5904. — *G Hakea petiolaris* Meißn., leg. Preiss n. 557. — *H Hakea neurophylla* Meißn., leg. J. Drummond. — *I Hakea loranthifolia* Meißn., leg. Preiss n. 567. Alle Belege im Botanischen Museum zu Berlin.

II. *Sessiles* (Fig. 9). Blätter breit bis oblong-lanzettlich, drei- oder mehrnervig, netzig, fast oder ganz sitzend

Blätter (der blühenden Stämme) breit herz-kreisförmig, ganzrandig oder dornig gezähnt . . . . . . . . . . . . . . . *H. cucullata*

Blätter eiförmig bis eiförmig-lanzettlich, spitz oder zugespitzt, ganzrandig

Blätter oft herzförmig, kurz zugespitzt . . . . . . *H. ferruginea*

Blätter niemals herzförmig, spitz zugespitzt . . . . *H. smilacifolia*

Blätter stumpf oder mit kleiner harter Spitze

Blätter breit oval oder elliptisch, mit mehreren Nerven . *H. elliptica*

Blätter oblong-elliptisch bis lanzettlich, dreinervig . *H. ambigua*

Ein Blick auf die Fig. 8 und 9 genügt, um zu sehen, daß diese Beschreibungen nur auf die Folgeblätter passen. — Das Jugendlaub ist sehr gleichartig in der ganzen Gruppe. Bentham hat mit richtigem Takt erkannt, daß die weitere Entwickelung der Blattfolge nach zwei Richtungen sich wendet: einerseits zur obovaten, am Grunde stark verschmälerten Form: *Petiolares*, anderseits zur ovaten oder fast kreisrunden, am Grunde stark verbreiterten Form: *Sessiles*.

Innerhalb dieser beiden Reihen wird nun das Verhältnis der Helikomorphien das Bedeutsame. In beiden bemerken wir die selbe Erscheinung. Es giebt einige fast homoblastische Formen; bei ihnen führt die Blattfolge zu keiner Änderung der Gestalt, mit anderen Worten, sie modificieren nicht die Form ihrer Jugend. Daneben jedoch stehen andere ausgeprägt heteroblastische Formen; bei diesen endet die Blattfolge mit einer beträchtlichen Bereicherung der Gestaltung, die Form ihrer Jugend erfährt bedeutende Abwandlung.

Die Fig. 8 und 9 erläutern diese Sätze. Überall steht am Anfange das oblonge, schmal elliptische, ganzrandige Blatt. Seine Qualität bleibt in der *Petiolares*-Reihe erhalten bei *H. petiolaris* Meissn., *H. neurophylla* Meissn., *H. loranthifolia* Meissn. (Fig. 8); es kommen nur quantitative Änderungen vor. Noch geringfügiger und gleichfalls rein quantitativer Natur ist innerhalb der *Sessiles* die Änderung, die sich bei *Hakea ambigua* Meissn. (Fig. 9 *A*—*C*) vollzieht.

Dem gegenüber steht die Heteroblastie von *H. undulata* R. Br. (Fig. 8 *A*—*F*) bei den *Petiolares*, und von *H. ferruginea* Sw. (Fig. 9 *D*—*G*) und *H. cucullata* R. Br. (Fig. 9 *H*—*K*) bei den *Sessiles*. Die Abbildungen erläutern den Sachverhalt wohl in ausreichender Weise.

Wenn man den Bedingungen dieser Heteroblastie nachgehen will, so ist zunächst die Beobachtung ihres natürlichen Vor-

kommens geboten. In dieser Richtung habe ich für die *Sessiles* die meisten Erfahrungen sammeln können. Die complicierteste Art ist unzweifelhaft *Hakea cucullata.* Man sieht diesen Strauch häufig 3 m hoch werden, ja auch 4—5 m erreichen, von weitem auffallend durch seine aufgereckten, wenig oder gar nicht verzweigten Achsen

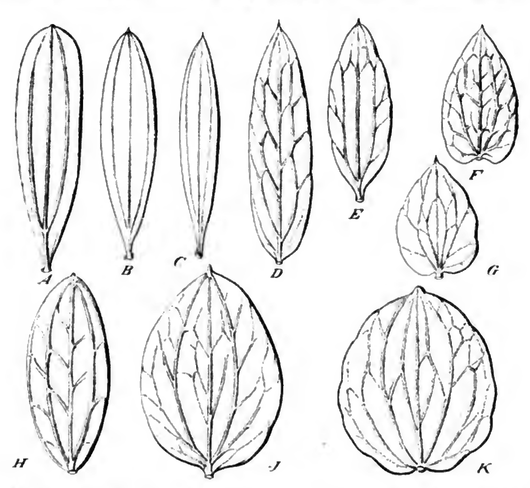



Fig. 9. Blatt-Formen bei *Hakea* Sect. *Conogynoides* Ser. *Sessiles*: *A—C Hakea ambigua* von Cranbrook, 24. September 1901, leg. DIELS n. 4430: *A, B* Unteres und oberes Blatt einer 15—20 cm hohen, schon blühenden Pflanze. *C* Endform des Laubes einer 1 m hohen blühenden Pflanze. — *D—G* Blattfolge bei *Hakea ferruginea* Sw. von Cape Riche, 18. Juli 1901, leg. DIELS n. 3446: *D, E* von einem 15 cm hohen Sämling, *F, G* Folgeblätter einer 1,5 m hohen Pflanze. — *H—K* Blattfolge eines jungen 20 cm hohen Exemplares von *Hakea cucullata* R. Br. vom Stirling Range Pass, 5. Oktober 1901, leg. DIELS n. 6020. — Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

und die großen muschelförmigen Folgeblätter, die von dem Jugendlaub so stark verschieden sind. *Hakea ferruginea* bleibt viel niedriger; ich sah sie nicht höher als 1,5 m. Auch bei ihr ist die Heterophyllie noch sofort ersichtlich. Sie liebt wie *H. cucullata* kiesige

Böden, in der Regenzone von etwa 70 cm Jahresdurchschnitt. Dagegen ist *H. ambigua* Meissn. eine anspruchslosere Pflanze. Sie gehört den trockenen Zonen am Stirling Range an (ca. 50 cm). Sie wächst auf sandigen Heiden und wird höchstens 1 m hoch. Wie viele ihrer Genossen der Heide gelangt sie schon früh zur Blüte. Ich habe ein Exemplar (Diels n. 4430 im Berliner Herbar) mitgebracht, welche bei einer Höhe von 15—20 cm bereits in Blüte steht. Das frühe Blühen dieser Art, der dauernd infantile

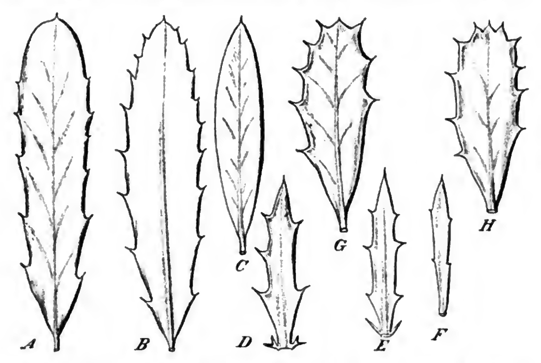



Fig. 10. Blatt-Formen von *Hakea* Sect. *Conogynoides* Ser. *Enerves*: *A—C Hakea oleifolia* R. Br. von Forest Hill, Februar 1901, leg. Diels n. 2638: *A, B* Blattformen der Keimpflanze, *C* Form des Folgeblattes. — *D—F* Blattformen von *Hakea florida* R. Br., von Albany, 1884, leg. Grunow. — *G, H Hakea varia* var. *ilicifolia* R. Br. Blattformen einer Pflanze von Cape Riche, 18. Juli 1901, Diels n. 3501.

Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

Charakter ihres Laubes, ihre xerophilere Lebensführung betrachte ich als Tatsachen, die durch inneren Zusammenhang verbunden sind.

Für die *Petiolares* habe ich nicht das selbe Maß eigener Beobachtung zur Verfügung. Aus dem aber, was ich gesehen, und aus den Angaben der Literatur erhellt einiges über die Verbreitung. Danach besetzt im Wohngebiet der ganzen Gruppe die complicierter heteroblastische Art *Hakea undulata* die feuchteren Bezirke des

Südwestens, während die mehr homoblastischen Species (*H. petiolaris* und verw.) den trockenen Landschaften des Nordens und Ostens angehören.

Die kleine Gruppe der Sect. *Conogynoides* Ser. *Enerves* (im Sinne BENTHAMS) liefert eine interessante Parallele zu den oben geschilderten *Sessiles*. Die von BENTHAM in Flora Austral. V 527 f. unterschiedenen Arten — ihre Abgrenzung ist übrigens ganz willkürlich — sind meist strauchartige Gewächse, die 1—3 m hoch werden. Nur *H. oleifolia* erreicht baumartige Dimensionen; man kann sie wohl 7 bis 8 m hoch finden. BENTHAM schreibt ihr in seinem Schlüssel l. c. 494 „völlig ganzrandige oder sehr selten mit 1 bis 2 kleinen Zähnen versehene Blätter“ zu, aber diese Angabe trifft nur auf die Folgeform (Fig. 10 *C*) zu, Fig. 10 *A*, *B* zeigt, daß die Primärblätter in ihrer Contur anders geartet sind.

Von diesem Primärstadium muß man ausgehen, um die beiden Schwester-Arten *Hakea florida* R. Br. (Fig. 10 *D—F*) und *H. varia* R. Br. (Fig. 10 *G*, *H*) verstehen zu können. Thut man das, so schließen sie sich mühelos an *H. oleifolia* an, gewissermaßen wiederum als — oekologisch modificierte — Derivate seiner Jugendform. *H. oleifolia* habe ich nirgendwo anders gesehen als in den schattigeren Jarrawäldern der feuchtesten Teile West-Australiens, vom King George Sound westwärts. *H. florida* und *H. varia* dagegen wachsen an offenen Stellen in exponierteren Lagen, sie sind also Analogien zu jener *H. ambigua*, die wir oben beurteilt haben.

*Hakea* Sect. *Conogynoides* ergiebt für unsere Frage folgenden Ertrag: Die beiden Series *Petiolares* und *Sessiles* (im Sinne BENTHAMS) erscheinen als zwei Parallelreihen mit gemeinsamer Jugendform der Vegetations-Organe. Beide enthalten einige Arten, die frühzeitig zur Blüte gelangen können und sich vegetativ von der Gestaltung jener Jugendform niemals weit entfernen. Beide enthalten daneben andere Arten, die unter vegetationsgünstigen Bedingungen sich vegetativ weiter entwickelt und über die Gestaltung der Jugendform beträchtlich erhoben haben. Diese Eigenschaften sind, wie die Cultur ergiebt, gegenwärtig erblich. Eine Ableitung der Formen aus ihren Folgestadien aber ist unmöglich; vielmehr zeigt die Gestaltung des Jugendstadiums, wie die Phylembryonen beschaffen gewesen sind.

***Grevillea*** Sect. ***Manglesia*** (Fig. 11, 12).

Die Sect. *Manglesia* von *Grevillea* (Proteac.) ist in Südwest-Australien endemisch. Ihre vegetative Formen-Mannigfaltigkeit ist bedeutender, als es selbst in diesem reichen Floren-Gebiete gewöhnlich zu sein pflegt. Bentham, der letzte, der dies Chaos zu sichten unternahm (Flora Austral. V 426), unterscheidet 10 Arten, aber ihre Umgrenzung ist willkürlich.

Von diesen Arten sind nur wenige nach ihrer Ontogenese bekannt. Diese wenigen entwickeln sich stark heteroblastisch; es ist unzweifelhaft, daß auch die übrigen sich ähnlich verhalten. Die bei der Ontogenese auftretenden Gestaltungen zeigt Fig. 11 *A—E* an *Grevillea glabrata* nach einer von mir im Darling Range gesammelten Pflanze. Zur Ergänzung diene Fig. 11 *F—L*, welche die Entwickelung der *Grevillea trifida* Meissn. veranschaulicht. Diese Species ist zwar keine *Manglesia*, sondern gehört nach ihrem Griffel zur Section *Conogyne;* aber diese beiden stehen sich ganz nahe und besitzen, so zu sagen, viele Form-Elemente gemeinsam.

Für die Ontogenie der ganzen Gruppe ergeben sich folgende wesentliche Phasen der Blattgestaltung:

I. schmal-obovat mit Zähnung und sehr schwacher Andeutung von Dreiteilung (Fig. 11 *A*)

II. obovat mit Zähnung und unverkennbarer Andeutung von Dreiteilung (Fig. 11 *B*)

III. obovat mit ausgeprägter Dreiteilung (Fig. 11 *D*)

IV. Tiefe Dreiteilung. Segmente ungeteilt (Fig. 11 *J*, *K*)

V. Tiefe Dreiteilung. Segmente abermals dreigeteilt (Fig. 11 *L*, *M*).

Innerhalb der Sektion *Manglesia* nun sehen wir die Endblätter der blütenreifen Exemplare auf verschiedenen dieser Phasen stehen geblieben. Gleichzeitig vollzieht sich ähnlich wie bei *Hakea* (S. 45) eine Scheidung in basipetal verschmälerte und in sitzende Formen.

Eine Ontogenie des sessilifoliaten Typus, die auf ähnlichen Bahnen verläuft, wie die der *G. glabrata*, ist in *Grevillea acrobotrya* Meissn. (Fig. 11 *N—S*) verwirklicht. Die Dreiteilung der Spreite schreitet bei ihr jedoch nicht so weit, wie bei *G. glabrata*. Noch weniger weit in dieser Hinsicht gelangt *Grevillea amplexans* F. v. M., die in dem Bezirk Irwin von West-Australien auf Sandboden wächst; sie kommt eigentlich über Stufe II der obigen Reihe nicht hinaus (Fig. 11 *T—W*).

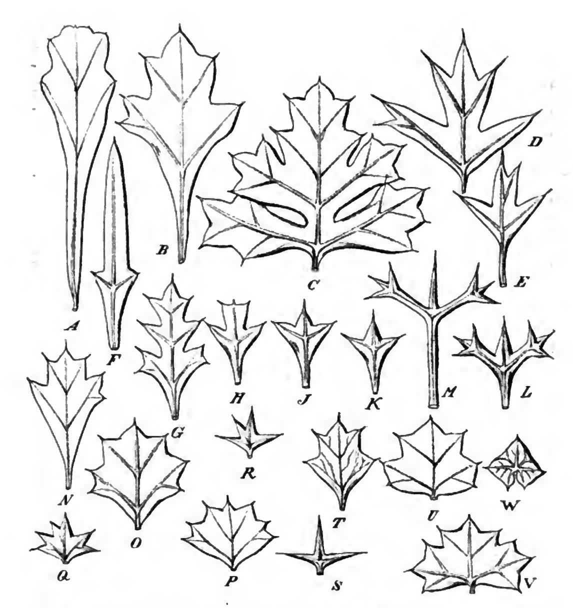



Fig. 11. Blatt-Formen bei *Grevillea* Sect. *Manglesia*, 1.: *A—E* Blattfolge bei *Grevillea glabrata* Meissn. vom Darling Range, 10. Juli 1901, leg. DIELS n. 3353: *A, B* von einem 18 cm hohen Sämling, *C—E* von einer blühenden Pflanze. — *F—L* Blattfolge einer 60 cm hohen einachsigen Pflanze von *Grevillea trifida* Meissn., nördlich von Albany, 21. Juli 1901, leg. DIELS n. 3430; *M* Endform von *Grevillea trifida* Meissn. var. *angustiloba* F. v. M., ebendort, leg. DIELS n. 3398. — *N—S* Blattfolge von *Grevillea acrobotrya* Meissn., leg. J. DRUMMOND n. 185. — *T—W* Blattfolge von *Grevillea amplexans* F. v. M., von Irwin River, 9. Juni 1901, leg. DIELS n. 3023: *T—U* von einem 18 cm hohen sterilen Sämling, *V, W* von einer blühenden Pflanze. — Alle Belege im Botanischen Museum zu Berlin.

Formenreicher ist der cuneatifoliate Typus. Auch seine Arten werden in verschiedenen Phasen durch Blütenreife ans Ziel gebracht. Auf Stufe III bleiben *Grevillea vestita* Meissn. (Fig. 12 *A*) und *G. ornithopoda* Meissn. (Fig. 12 *B*). Bis Stufe IV gelangt *G. triloba* Meissn. (Fig. 12 *C*, *D*); nur *G. biternata* Meissn. (Fig. 12 *E*), *G. erinacea* Meissn. (Fig. 12 *F*) und *G. phanerophlebia* Diels (Fig. 12 *G*) erreichen die Stufe V.

Die Form-Entfaltung der Sektion *Manglesia* ist ein klarer Beweis für die complexe Natur der vegetativen Gestaltungs-Phasen.

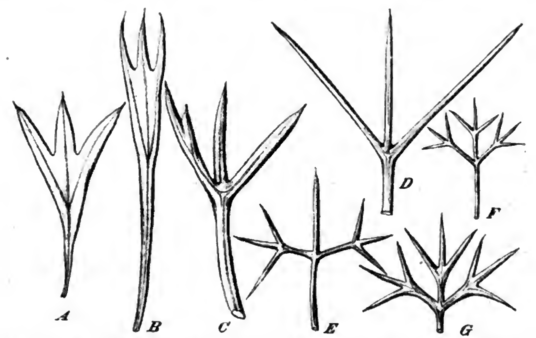



Fig. 12. Blatt-Formen bei *Grevillea* Sect. *Manglesia*, II.: *A Grevillea vestita* Meissn., von Key Farm, leg. Diels n. 3924. — *B Grevillea ornithopoda* Meissn., von Pinjarra, leg. F. v. Müller. — *C, D Grevillea triloba* Meissn. von Champion Bay, Juni 1901, leg. Diels n. 3229, 3216. — *E Grevillea biternata* Meissn. von Philipps River, October 1901, Diels n. 4866. — *F Grevillea erinacea* Meissn., leg. J. Drummond. — *G Grevillea phanerophlebia* Diels von Irwin River, Diels n. 3045. — Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

Bei *Hakea ambigua* (S. 47) ließ sich eine Congruenz frühen Blühens, infantilen Laubcharakters und xerophilerer Lebensführung ableiten. Dieser Zusammenhang tritt für *Manglesia* nur bei der sessilifoliaten *Grevillea amplexans* hervor: es ist allerdings ein ganz drastisches Beispiel. *G. amplexans* ist nämlich als psammophiler Bewohner einer Regenzone von nur 40 cm die xerophilste Form der ganzen Gruppe und gleichzeitig die in der Belaubung am meisten primitive.

Bei den übrigen Arten zeigt sich umgekehrt geradezu eine Progression der Blattgestaltung mit dem Xerophytismus verbunden. Die in der Laubform wenig entwickelten Arten *Grevillea vestita* und *G. ornithopoda* gehören den feuchten Distrikten von 75—100 cm Regenhöhe an und bilden ansehnliche Sträucher. Wogegen die compliciertesten Species (*Grevillea biternata* und *G. erinacea*) in den Randgebieten der Südwest-Provinz zu Hause sind, welche sich mit stark geminderten Niederschlägen begnügen müssen.

---

### b. Fälle von unbekannter Bedingtheit.

Einige *Polypodiaceae*. — *Kennedya*. — *Munronia* und *Turraea*. — *Xanthosia*. — *Aciphylla*. — *Araliaceae*. — *Acer*.

Die Gattung *Ranunculus* bot Gelegenheit, auf gewisse Fälle hinzuweisen, bei denen eine exogene (epharmonische) Bedingtheit zwar nach Analogie angenommen werden darf, aber nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden kann.

Derartige Vorkommnisse leiten über zu einer weiteren sehr umfangreichen Klasse heteroblastischer Entwickelungen mit gehemmten Primärblättern. Bei ihnen stellt sich gleichfalls das Verhältnis zwischen Laub-Skala und Blütenreife als verschiebbar und wechselnd heraus, aber die maßgebenden Bedingungen sind unklar oder selbst unbekannt.

Als Beispiele dienen uns die Polypodiaceen unter den Farnen, die Gattungen *Kennedya* (Leguminos.), *Munronia* (Meliac.), *Xanthosia* (Umbellifer.), *Aciphylla* (Umbellifer.) und die *Araliaceae*.

#### *Polypodiaceae* (Fig. 13—15).

*Gymnopteris*. Das im Berl. Botan. Museum befindliche Herbarium Mettenius enthält eine Serie von *Gymnopteris flagellifera* (Wall.) Bedd., welche die ontogenetische Folge der Wedel veranschaulicht. (Fig. 13.) Die Primärwedel sind ungeteilt. Die erste Andeutung der höheren Gliederung ist das Auftreten zweier Fieder-Lappen am Grunde der Spreite. Später wird die Zahl solcher Fiedern größer. In diesem pluripinnaten Stadium pflegt die Sporenbildung einzutreten. Mitunter aber erfolgt die Fructification schon an einer früheren Helikomorphie. So liegt mir ein Exemplar von Sumatra vor (aus dem Herbarium von Leiden), welches in dem „trifoliaten“ Stadium ein Sporophyll trägt.

Eine entsprechende Entwickelung macht ein Formen-Kreis durch, der von Hooker (in Spec. Filic. V 279) als *Acrostichum taccaefolium* beschrieben wurde und heute *Gymnopteris taccifolia* heißen muß. Er ist geographisch auf die Philippinen beschränkt. Unter den Verwandten läßt er sich leicht erkennen an den sehr schmalen linealischen Spreuschuppen, welche das Rhizom in Menge bekleiden und auch am Blattstiel nicht fehlen. Das nähere ergiebt sich aus Fig. 14. Man sieht die Polymorphie

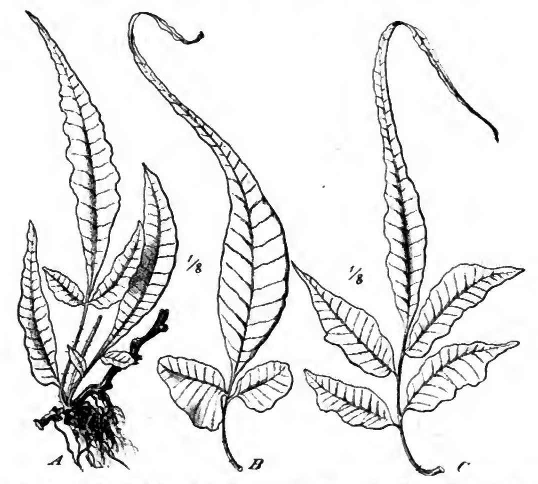



Fig. 13. *Gymnopteris flagellifera* (Wall.) Bedd. *A—C* Verschiedene Blattformen von im Botan. Garten zu Leipzig cultivierten Exemplaren, leg. Mettenius.

dieses Farnes. Ungeteiltes, trifoliates und pluripinnates Laub kommen neben fructificierenden Wedeln vor. Jede von den drei Formen hat es erlebt, als eigene Art gewürdigt zu werden: die ungeteilte wurde von Fée als *Leptochilus hilocarpus* Fée (Acrostich. 87 T. 18 fig. 1) beschrieben, die trifoliate erhielt durch Smith den Namen *Gymnopteris trilobata*. Doch unterliegt ihre Zusammengehörigkeit nicht dem leisesten Zweifel. *Gymnopteris taccifolia* ist

ein treffliches Beispiel für die Unabhängigkeit der Sporenbildung von dem morphologischen Status der vegetativen Organe.

Übrigens verhalten sich mehrere andere der *Gymnopteris*-Species ähnlich. Aus dem reichen Farn-Material des Berliner Herbares




Fig. 14. *A Gymnopteris taccifolia* (Hook.) Presl, von Manilla, commun. GAUDICHAUD 1841. *B*, *C* von den Philippinen leg. CUMING n. 3.
Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

erwähne ich noch zwei Fälle. Ein fertiles Exemplar der neotropischen *Gymnopteris aliena* (Sw.) Presl, gesammelt von RUSBY und SQUIRES (n. 380) am Unter-Orinoco, zeigt neben einer großen Endfieder nur 1—2 Paar Seitenfiedern. Die Regel bei der Art ist eine viel stärkere Gliederung: man zählt meistens 6—7 Paare von

Fiedern. — Eine analoge Erscheinung finde ich bei *Gymnopteris repanda* (Bl.) Christ. Auch diese Art erreicht die Phase pluripinnater Verzweigung, aber sie besitzt eine sporenreifende Seitenform mit ganz ungeteiltem Wedel, die Kunze als *Acrostichum Zollingeri* getrennt wissen wollte. Es zeigt sich, daß diese Absonderung nur formalen Sinn hätte. In der Natur finden sich alle Übergänge zu dem „Typus" der Species, gerade wie bei *G. taccifolia*. Besonders die Sammlungen Cuming's von Luzon enthalten dafür unverkennbare Belege.

Das Verhalten der erwähnten Formen von *Gymnopteris* gewinnt hohe Bedeutung, wenn man es in Beziehung setzt zu dem morphologischen Wesen der Gesamt-Gattung. Für die Formenbildung bei *Gymnopteris* ergiebt nämlich die Phase der Blatt-Verzweigung das bestimmende Moment. Das findet in dem einmütigen Vorgehen der Systematiker seinen Ausdruck. Alle bilden die Gruppen nach dem Grade der Blatt-Zerteilung. Hooker und Baker (Synopsis Filicum, Sec. edit. 417) unterscheiden drei Abteilungen: *A* Barren fronds entire Sp. 93—95, *B* Barren fronds sometimes simple, but one or two pairs of distinct pinnae when fully developed Sp. 96—100, *C* Barren fronds copiously pinnate. Sp. 101—107.

Diese Progression aber entspricht der ontogenetischen Folge. Dabei finden wir vielfach, daß die Sporenbildung, die doch die „Art" umgrenzt, von jener Progression, von den Helikomorphien, nicht abhängig ist.

Daraus ergeben sich notwendige Folgerungen für die systematische Auffassung jener Gruppen. Sie müssen als unnatürliche Conglomerate betrachtet werden. Die Formen, aus denen sie bestehen, sind an der gleichen Stelle der vegetativen Progressions-Linie zur Sporen-Bildung gelangt; aber das beweist noch nicht, daß sie verwandt sind. Mehrfach müssen wir uns sogar vom Gegenteil überzeugen. Die wesentlichen Gruppen-Merkmale kommen vereint vor innerhalb eines engen Formenkreises (z. B. *Gymnopteris taccifolia)*. Es bestehen also Brücken zwischen den drei Abteilungen. Gewisse Formen, obgleich dem Schema nach verschiedenen Gruppen zugeteilt, stehen in noch nachweisbarem Zusammenhang mit einander. Andere dürften wenigstens Abkömmlinge von derartig verbundenen Phylembryonen sein. So erschließen sich scheinbar selbständige Arten mit ungeteiltem Wedel (z. B. *Gymnopteris variabilis* (Hook.) Bedd.), oder Species mit constant gewordenem trifoliatem Aufbau (z. B. *G. quercifolia* (Retz) Bernh.) dem genetischen Verständnis.

*Aspidium*. In der Fassung, die ich ihr in meiner Bearbeitung der *Polypodiaceae* (Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I, 4 S. 183) gab, umfaßt die Gattung *Aspidium* eine homogene Formen-Masse, welche über die tropischen Gebiete der Erde weit verbreitet ist.

Ihre Gliederung bietet viele Parallelen zu *Gymnopteris*. Ich glaube daher auf eine ausführliche Darlegung der Einzelheiten verzichten zu können; sie würde notwendig zu Wiederholungen führen. Nur in Kürze sei einiges angegeben.

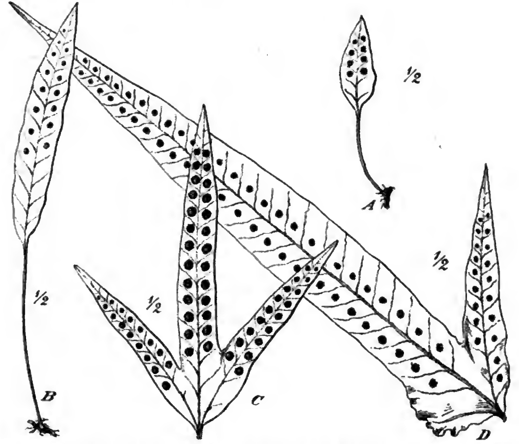



Fig. 15. Heterophyllie von ***Polypodium hastatum*** Thunb.: *A* von Japan, Kiu shiu, Satsuma. April 1875 leg. Rein; *B*, *C* von China, Yün nan, Milê, leg. A. Henry n. 9897 A; *D* von China, Ning po, 1886, leg. Faber. Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

Die ontogenetische Blattreihe beginnt auch hier in vielen Fällen mit einem langgestielten ungeteilten Primärblatt, das zu dreieckigem Umriß neigt. So sah ich es z. B. bei den zuletzt ausgeprägt pinnaten *Aspidium latifolium* (Forst.) Presl und *A. siifolium* (Willd.) Mett. Es folgen trifoliate Wedel. Später die pinnaten Wedel mit steigender Zahl der Fiedern.

Der Formen-Bestand des Genus enthält zu diesen Phasen wiederum die fertilen Ebenbilder: das ungeteilte *A. singaporianum* Wall.; das *A. ternatum* (Bak.) Diels, bei dem ungeteilte Formen zwar noch vorkommen, aber trifoliate Wedel entschieden vorherrschend werden; endlich Arten, wie *A. subtriphyllum* Hook., welches mit seinen Nachbar-Species die höheren Stufen der Fiederung einleitet.

*Polypodium.* Innerhalb der Gattung *Polypodium* treten die gleichen Vorkommnisse auf. Blattgliederung und Sporenbildung treffen sich wiederum in mannigfach wechselnden Combinationen, oft innerhalb eines verwandtschaftlich ganz zweifellos aufs engste verbundenen Formenkreises. Die den Pteridologen als *Polypodium hastatum* Thunb. bekannte Art bildet dafür ein treffliches Beispiel. Sie ist heimisch in China und Japan. Nach Ausweis der Sammlungen zeigen die Wedel große Mannigfaltigkeit in Größe und Umriß-Form, offenbar je nach dem Alter ihres Rhizoms. Primitivere Formen besitzen an 2 cm langem Stiele eine ungeteilte, fast eiförmige Spreite von 3 cm Länge bei durchschnittlich 1 cm Breite (Fig. 15 *A*). Andere gewinnen stärkere Dimensionen: ihr Stiel ist 10 cm lang, die ungeteilte lineal-oblonge Spreite mißt 10 cm Länge, 1,5 cm Breite (Fig. 15 *B*). Endlich findet sich, bei der gewöhnlichsten Folgeform, eine ternate Verzweigung, wie sie in Fig. 15 *C, D* dargestellt ist; die Blattfläche erreicht hier weitaus den größten Betrag, indem allein der Mittellappen bis 22 cm Länge bei 3 cm Breite aufweist. Alle diese verschiedenen Helikomorphien erzeugen normale Sori: alle sind „blütenreif".

*Polypodium hastatum* steht unter den Polypodien nicht allein in seiner pleomorphen Entfaltung; mehrere der Sektionen enthalten ähnliche Fälle.

Bei vielen anderen Gattungen der Farne kehrt der gleiche Vorgang wieder. Immer von neuem, wenn wir den landläufigen Übersichten der Farngattungen in den systematischen Werken folgen, schreiten wir von den „*Simplices*" zu den „*Decompositae*". Dadurch wird die Einteilung einfach, klar und übersichtlich. Wer sie aber für natürlich hält, befindet sich in einer argen Täuschung.

Schon die beiden Genera der *Hymenophyllaceae* führt die stufenreiche Skala der Gestaltungen von dem einfachen Kreisrund zum fein zerteilten Gefieder. In gleicher Weite spannt sich bei *Adiantum* die Kette der Formen. Überraschend einfach beginnt sie mit *Adiantum Parishii*, einem seltsamen Kleinod der reichen Flora von

Moulmein. Mit wenigen Wurzelfasern haftet das zwergige Pflänzchen an dem steilen Kalkfels. Die Blätter häufen sich in dichter Rosette, sie sind kurz und fein gestielt, ihre Spreite, kreisrund und ungeteilt, hält 3 cm im Durchmesser. Man glaubt die jüngsten Primärblätter eines gewöhnlichen *Adiantum* vor sich zu haben, bis man bemerkt, daß am Rande normale Sori sitzen. — Und die selbe Gattung endet mit Formen, die in mehrfacher Fiederung zu den zierlichsten Gestalten unter den Farnkräutern zählen.

Oft ein beschränktester Verwandtschafts-Kreis prägt sich aus in einem langen Reigen fortschreitender Bildungen. Bei *Diellia* Brack., die auf die Sandwich-Inseln lokalisiert ist, schreitet die Fieder von Ungeteiltsein und Ganzrandigkeit fort bis zur feinsten Segmentierung (vgl. Hillebrand Flor. Hawaiian Isl. 619 ff.; Diels in Engler-Prantl Natürl. Pflfam. I 4 S. 211, Fig. 114).

Bei jeder dieser Stufenketten fragt man nach dem inneren Zusammenhang ihrer Glieder; es ist eine Frage, die bis tief an die Grundmauern reicht, auf denen das reiche Formen-Gebäude der Farne ruht. Sie zu beantworten, ist gegenwärtig noch niemand im stande. Aber man nähert sich der Möglichkeit, wenn man im Auge behält, wie frei sich vegetatives und generatives Geschehen neben einander abspielen können, wie wandelbar ihr Verhältnis sich gestaltet, wie mächtig äußere Eingriffe in ihre Beziehungen einzugreifen vermögen.

### *Kennedya.*

Der Verwandtschaftskreis des Genus *Kennedya* (im Sinne von Ventenat) [Legumin.] wechselt in der ontogenetischen Gliederung des Blattes. Goebel hat das Primär-Stadium der *Kennedya rubicunda* bereits geschildert. „Die beiden auf die Kotyledonen folgenden Primärblätter zeigen noch keine Spur von Fiederblättchen, dann kommen solche, bei denen die unteren Fiederblättchen zu kleinen Spitzen verkümmert sind; bei den Folgeblättern sind diese zu Blättchen entwickelt, und Fig. 2 Taf. II zeigt ein Übergangs-Stadium, wo ein Fiederblättchen entwickelt, das andere als kleine Spitze sichtbar ist" (Flora 1889, p. 20, Taf. II. 1. 2.).

Die meisten *Kennedya* zeigen an blühreifen Ästen nur trifoliolate Blätter; ja bei einer Form der *Kennedya (Hardenbergia) Comptoniana* (Andr.) Link werden sogar fünffiederige Blätter angetroffen.

Eine Ausnahme aber macht *Kennedya nigricans* Lindl. Bei dieser Pflanze findet zeitlebens ein Schwanken der Blattgliederung zwischen

dem unifoliaten Primär-Stadium und dem trifoliolaten Endstadium statt. Schon LINDLEYS Original-Figur in Bot. Reg. t. 1715 stellt diesen Sachverhalt dar. Exemplare, die ich von sehr kräftigen Stöcken dieser Schlingpflanze unweit Cape Riche (West-Australien) gesammelt habe (DIELS n. 3512 im Herbarium Berlin), zeigen die Erscheinung gleichfalls in vollendetem Maße.

Die Entwickelungs-Höhen, die bei dieser *K. nigricans* nun gemengt an dem selben Zweige auftreten, haben sich in dem von BENTHAM als *Hardenbergia* gesonderten Verwandtschafts-Kreise specifisch getrennt. Die ostaustralische Form, *Kennedya (Hardenbergia) monophylla*, zeigt — soweit ich sehe, ausnahmslos — unifoliolate Blätter an ihren blühbaren Zweigen; die westaustralische dagegen, *Kennedya (Hardenbergia) Comptoniana*, entwickelt 3 oder gar 5 Fiedern an den Folgeblättern.

Welche Umstände bei diesen Leguminosen den Wandel der Verhältnisse, die verschiedenartigen Combinationen von Laubphasen und Blütenreife bedingen, entzieht sich noch ganz unserer Kenntnis. Auch sind ihre Lebensbedingungen nicht genügend aufgeklärt.

### *Munronia* und *Turraea*.

In der Familie der Meliaceen[1]) ist die Gruppe der *Turraeeae* auffallend reich an vegetativ einfacheren Formen. Während die Meliaceen gewöhnlich baumartigen Wuchs erreichen und den Tropenwaldungen viele sogar imposante Gestalten geben, kommen unter den *Turraeeae* kleine Sträucher oder selbst Stauden vor. Ebenso bleibt die Belaubung bei ihnen häufig unter dem sonstigen Niveau der Familie: eine ganze Reihe von Arten hat keine gefiederten Blätter, sondern bringt nur ungeteilte hervor: so alle zu *Turraea* selbst gerechneten Arten.

Es verdient Beachtung, daß unter den Fällen „verfrühten" Blühens zwei auffällige Beispiele — *Swietenia* und *Melia* (S. 12, Fig. 1) — den Meliaceen angehören. Die Verschiebbarkeit des Verhältnisses von Blattentfaltung und Blütenreife scheint also in dieser Familie größer zu sein als anderswo. So liegt es ganz im Bereiche der Wahrscheinlichkeit, daß bei jenen *Turraeeae* eine eigenartige Combination der beiden Processe herrschend geworden ist. Durchgreifende Geltung hat sie nicht erlangt: das ist bemerkenswert. Namentlich die Gruppe *Munronia-Turraea* (die sich nur sehr

[1]) Vgl. HARMS in Natürl. Pflfam. III 4 259.

künstlich in zwei Gattungen trennen läßt) zeigt mit voller Klarheit, wie schwankend noch die Verhältnisse sind. Es ist eine der interessanten Stellen der Familie, wo eine experimentelle Behandlung mit Nutzen einsetzen könnte.

Die Arten von *Munronia* (in der von HARMS l. c. 281 hergestellten Umgrenzung) sind sämtlich auf das malesische Florenreich beschränkt. Die vegetative Gliederung dieser Gattung zeigt folgendes Bild.

I. Etwas höherwüchsige Sträuchlein, Blätter gefiedert (*Elatae* Harms)

*M. Delavayi* Franch., Südwest-China, Fiederblatt 4—6-paarig,
*M. Wallichii* Wight, Ost-Indien, — 3—5-paarig,
*M. timoriensis* Baill., Timor, — 3—5-paarig.

II. Zwerg-Sträuchlein oder Stauden (*Pumilae* Harms)

*M. pumila* Wight, Ceylon, Blatt dreizählig oder ungeteilt,
*M. sinica* Diels, Central-China, Blatt dreizählig,
*M. unifoliolata* Oliver, Central-China, Blatt ungeteilt,
*M. pauciflora* (Pierre) Harms, Cambodscha, Blatt ungeteilt.

Im Berliner Herbarium findet sich auch aus Java eine Pflanze der zweiten Kategorie; sie wurde von JAGOR (n. 693) gesammelt. Ihre Blätter sind sämtlich ungeteilt, die Höhe der blühenden Individuen beträgt 10—15 cm. — Bei *Turraea* sind die Blätter fast stets ungeteilt.

Von sämtlichen angeführten Arten liegen mir im Berliner Herbar blühende Exemplare vor. Dagegen fehlt es ganz an jüngeren Stadien der gefiedert belaubten Arten; doch läßt sich vermuten, daß die Primärblätter ungeteilt, die folgenden Stadien dreizählig sind.

Demnach zeigt *Munronia* die Blühbarkeit bei verschieden abgestufter Laub-Entwickelung in musterhafter Weise. Doppelt ist es daher zu bedauern, daß noch keinerlei Angaben über die Lebensverhältnisse der beschriebenen Species zur Verfügung stehen.

### ***Xanthosia*** (Fig. 16).

*Xanthosia (Umbelliferae)* ist eine in Australien endemische Gattung der Umbelliferen von großer Mannigfaltigkeit in den Vegetations-Organen. Namentlich die Südwest-Provinz des Continentes enthält eine beträchtliche Anzahl von Arten. Von diesen südwestlichen Formen habe ich die meisten im Leben beobachtet. Ihre Beziehungen bilden ein interessantes Beispiel für die Rolle der Helikomorphien bei der Art-Bildung.

Worauf es ankommt, ergiebt sich leicht aus Fig. 16. Die niedrige halbstrauchige *Xanthosia candida* Endl. trägt am Grunde der ersten Sprosse an langem Stiele ungeteilte verkehrteiförmige Blätter mit keilförmiger Spreitenbasis und grob gezähntem Rande (Fig. 16 *A*). Ähnlich ist das Primärlaub bei allen von mir geprüften Arten gestaltet.

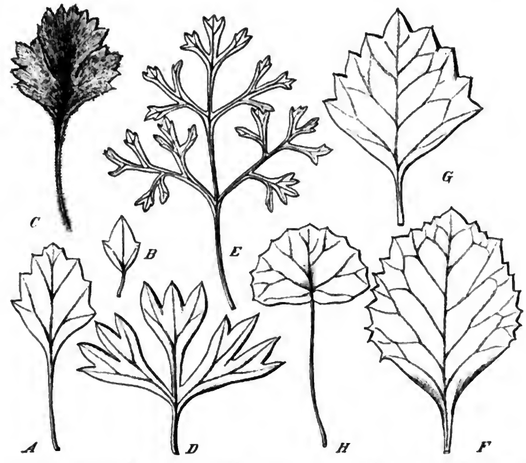



Fig. 16. Blatt-Formen bei *Xanthosia: A* Primärblatt von *X. candida* (Benth.) Steud. *B* Folgeblatt von *X. candida* (Benth.) Steud. *C* Primärblatt von *X. Atkinsoniana* F. v. M. (Coll. Diels n. 2134). *D* Folgeblatt von *X. Atkinsoniana* F. v. M. (Coll. Diels n. 2541). *E* Folgeblatt von *X. peduncularis* Benth. *F* Folgeblatt von *X. rotundifolia* DC. *G* Folgeblatt von *X. silvatica* Diels. *H* Folgeblatt von *X. peltigera* (Hook.) Benth. (Original).

Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

Die Folgeblätter jedoch verhalten sich verschieden. Sie zeigen sich deutlich gehemmt und rückgebildet bei den Arten, die sich unmittelbar um *Xanthosia candida* gruppieren, z. B. *X. ciliata*. Umgekehrt können sie sich stärker verzweigen, und zu dreiteiliger Gliederung gelangen. Das vollzieht sich am offensichtlichsten innerhalb

der *Xanthosia Atkinsoniana.* Fig. 16 *C* zeigt das behaarte Laub eines Exemplares (Diels n. 2134 in Herb. Berlin!), das ich am Collie River beobachtete: seine Verzweigung ist die eines typischen Primärblattes; höher gegliederte Blätter kamen an jener Pflanze nicht vor. Dagegen fand ich am Blackwood River eine *Xanthosia* von sonst identischen Eigenschaften, welche das in Fig. 16 *D* dargestellte complicierte Blatt trägt (Diels n. 2541). Seiner Verzweigung liegt die Dreigliederung zu Grunde, welche auch bei *X. pusilla* und *X. fruticulosa* vorkommt und wesentlich ihren Artcharakter ausmacht.

Die fortgeschrittensten Stadien dieses Processes finden sich in dem Formenkreis, den Bentham als *X. peduncularis* bezeichnet hat (Fig. 16 *E*). Inmitten zwischen diesen beiden Extremen der Hemmung und der Förderung liegen einige Fälle, welche die Erhaltung der Primärblatt-Formen oder eine leichte Umbildung davon nachweisen lassen. Der beste Vertreter dieser Gruppe ist *Xanthosia rotundifolia*, eine um den King George Sound verbreitete Pflanze mit ansehnlichen Dolden. Ihre Folgeblätter (Fig. 16 *F*) sind größer als die Primärblätter und kürzer gestielt, sonst aber im wesentlichen übereinstimmend. Ähnlich verhält sich die Blattfolge bei *Xanthosia hederifolia* Benth. und bei *X. silvatica* Diels (Fig. 16 *G*), während bei *X. peltigera* (Hook.) Benth. das Folgeblatt durch Verbreiterung und histologische Differenzierung eine individuelle Form (Fig. 16 *H*) annimmt; aber auch bei ihr liegt der Ausgangspunkt der Gestaltung nicht bei den gehemmten oder complicierten Folgeblättern der Verwandten, sondern bei der Jugendform der Gesamt-Sippschaft.

### *Aciphylla.*

Die Gattung *Aciphylla (Umbelliferae)*, welche von den Systematikern als nahe verwandt mit *Ligusticum*, gewissermaßen als ein australisch-neuseeländischer Nebenzweig davon, betrachtet wird, bietet gleichfalls viel Abwechselung in der Blattgestaltung. Über die ontogenetische Entwickelung dieser Blattform fehlt es noch an genaueren Beobachtungen, auch Cockayne in seinen „Seedlings“ behandelt die Gattung nicht näher. Immerhin besteht eine große Wahrscheinlichkeit, daß die Blattfolge ähnlich beginnt, wie es Bitter (in Flora LXXXIII (1897) 274) bei *Ligusticum scoticum* L. „als typisch“ beschreibt: die Blätter sind successive ungeteilt, dreispaltig, dreiteilig. Später zeigt sich bei *Aciphylla* Fiederung, aber

in der Hochblattregion abermalige Hemmung und Umkehr zu reducierten Gestaltungen. Es giebt nun bei *Aciphylla* eine Species, die ihren Formencyclus nicht über das dreiteilige Stadium ausdehnt. Das ist die sonderbare *Aciphylla Dobsoni* Hook. f. In der Nähe der Vegetations-Grenze auf den Gebirgen des südlichen Neuseelands heimisch, gehört sie zu den stark xeromorphen Hochgebirgs-Pflanzen des Gebietes. Ihrem organographischen Range nach läßt sie sich in eine Reihe etwa mit *Ranunculus pygmaeus* (S. 26) stellen. Beide sind Formen, die in ihrem vegetativen Cyclus durch die Eigenschaften des alpinen Sommers tiefe Beeinträchtigung erfahren haben.

Neben diesem epharmonisch aufklärbaren Fall existiert in der Gattung *Aciphylla* noch eine Art, welche zeitlebens ungeteilte Spreiten besitzt, also noch eine Stufe tiefer steht als *A. Dobsoni*. Ich meine *A. simplicifolia* (F. v. M.) Benth., die auf den höchsten Bergen des südöstlichen Australiens endemisch ist. Sie läßt sich nicht ebenso als einfache Hemmungsbildung auffassen wie *A. Dobsoni*. Sondern sie erscheint schon als Derivat eines solchen gehemmten Phylembryonen: entsprechend manchen *Ranunculus* mit ungeteilter Spreite.

Übrigens kommen bei den Umbelliferen ähnliche Fälle mehrfach vor. Wenn unser gewöhnliches *Eryngium campestre* an jungen Sämlingen völlig ungeteilte Spreiten trägt, so bringt es damit ein Merkmal zur Erscheinung, das den meisten Eryngien in der Jugend eigentümlich ist. Manche kommen über dies Stadium sogar niemals hinaus, sie bilden es höchstens weiter in secundären Eigenschaften: das sind die bekannten „monokotyloiden" Eryngien.

Die Umbelliferen lassen bei näherer Untersuchung überhaupt eine Menge von Beiträgen zu unserer Frage erwarten, weil bei ihnen die Ontogenien und die Artenverbände viele Beziehungen in ihrer Blatt-Entwickelung aufzuweisen haben.

### *Araliaceae.*

Ein gleiches gilt von den nahe stehenden Araliaceen. Die neuseeländischen Gattungen *Nothopanax* und *Pseudopanax* sind geradezu Muster-Beispiele von ontogenetischem Pleomorphismus des Laubes.[1]) Dabei wird die eigentümliche Tatsache angegeben, daß gewisse

[1]) Vgl. T. Kirk in Forest Flora of New Zealand. Wellington 1889. Die Angaben bedürften freilich noch der kritischen Nachprüfung. — Harms in Engler-Prantl Natürl. Pflfam. III 8. S. 4 und 46.

Helikomorphien auf bestimmte Bezirke beschränkt seien. Sie müßten also irgendwie von äußeren Momenten abhängig sein.

Bei dem bemerkenswertesten Fall, *Pseudopanax crassifolius* Seemann, beschreibt T. Kirk in Forest Flora of New Zealand pl. XXXVIII—XXXVIII D folgende Stadien:

I. Primärblätter ungeteilt, schmal-lineal.

II. Blätter ungeteilt, rhombisch, scharf gesägt, 2—5 cm lang, etwas an Crataegus erinnernd.

III. Blätter ungeteilt, herabgekrümmt, völlig lineal, sehr dick, scharf gezähnt, bis 100 cm lang.

IV. Blätter zusammengesetzt aus 3—5 Blättchen. Blättchen lineal, 20—30 lang, etwa 1,2 cm breit, am Rande scharf gezähnt.

V. Blätter zusammengesetzt aus 3—5 Blättchen. Blättchen breiter und dicker als IV, am Rande grob gezähnt. Hier treten mitunter Blüten auf.

VI. Blätter ungeteilt (auf 1 Blättchen reduciert?), Blättchen wie bei V.

VII. Blätter ungeteilt (auf 1 Blättchen reduciert?), Blättchen härter und dicker, zuletzt ungezähnt.

VIII. Blätter ungeteilt (auf 1 Blättchen reduciert?), 10—15 cm lang, lineal, ganzrandig oder mit wenigen Zähnen.

„Auf den Chatam Islands scheint Stadium III nicht entwickelt zu werden. Das Stadium IV—V scheint auf den Auckland-District und den nördlichen Teil von Hawkes Bay beschränkt zu sein, während die großen gezähnten einfachen Blätter (VI) in das Endstadium auf der Südinsel allmählicher übergehen als im Norden" (Kirk l. c. § 60).

Cockayne (in Transact. N. Zeal. Inst. XXXII 90) betrachtet (wie Kirk selbst in späteren Jahren) die Chatam-Pflanze als eigene Art, deren Primärblätter ungeteilt sind und äußerlich an Stadium VI erinnern, während die Endblätter „nicht unähnlich" denen von Stadium V erscheinen. Es ergiebt sich also, daß bei diesen *Pseudopanax* der blütenreife Abschluß des Wachstums in verschiedenen Lagen sehr verschieden ausfällt.

Ähnliche Tendenzen bestehen in der ganzen Familie der Araliaceen. Der Pleomorphismus der Laubgliederung gehört zum allgemeinen Familiencharakter; wie es Harms (Nat. Pflfam. III 8) mit den Worten ausspricht: „In der selben Gattung finden sich Arten mit einfachen Blättern neben solchen mit gelappten oder gefingerten, die ja sehr oft durch Übergänge verbunden sind."

Dieses räumliche Nebeneinander entspricht dem zeitlichen Anschluß in der Ontogenese. So finden wir es schon bei den Meliaceen, so ist es bei vielen jener Gruppen, die mehrstufige Blatt-Entwickelung aufweisen.

Eine derartige Gattung ist Acer. Wie die Angaben und Zeichnungen von LUBBOCK, JACKSON u. a. darthun, sind die Primärblätter dort meist ungeteilt und die Lappung noch schwach entwickelt. Solchen Primärblättern gleichen die Folgeformen vieler ostasiatischer Formen, und es kommen bemerkenswerte Analogien zu stande. R. T. JACKSON (in Mem. Boston Soc. Nat. Hist. V, p. 100) erwähnt bereits solche Ähnlichkeiten. „*Acer crataegifolium*“ sagt er, „ist ein interessanter Typus. Die Blätter sind breit oval und fein gezähnt; zwei der Zähne an den Seiten sind stark ausgeprägt, sodaß das Blatt auffallend gleich ist den ersten Primärblättern des Sämlings von *Acer rubrum* L.“

Ähnliche Fälle geben uns manche anderen Familien. Ich nenne die Ranunculaceen, Anacardiaceen, Rubus, Vitaceen, Oleaceen als Beispiele.

---

## 2. Heteroblastien mit gehemmten Folgeblättern.

Die Mehrzahl heteroblastischer Ontogenien steigt von „gehemmten“ Primärstadien zur Stufe der vollentwickelten Folgeform, um, wieder rückschreitend, endlich zu Reductionsgebilden zu gelangen.

Im vorigen Abschnitt standen die Fälle zur Discussion, bei denen gehemmte Primärblätter von ausschlaggebender Bedeutung für die Formbildung werden.

In anderen Gruppen aber eilt die Ontogenese über diese Primärgebilde schnell hinweg. Sie entwickelt bald die vollentfaltete Folgeform und hält sich dann lange in dem Stadium der Reductionsphasen auf. Dieser Modus hängt nicht selten mit epharmonischen Bedürfnissen zusammen, oft aber kennen wir seine Veranlassung nicht. Jedenfalls ist er weit verbreitet im Pflanzenreich und hat tiefgreifende Folgen für die Gestaltung.

### a. Fälle von exogener Bedingtheit.

*Veronica epacridea.* — *Rubus australis.* — *Pittosporum rigidum.* — *Aristotelia.* — *Actinostrobus* und andere Coniferen. — *Colletia spinosa.* — *Jacksonia* und *Isotropis.* — *Bossiaea rufa.* — *Carmichaelia.* — *Acacia insolita.*

**Veronica epacridea.**

*Veronica epacridea* Hook. f. *(Scrophulariac.)* ist eine strauchige Art der Gattung und wächst auf der südlichen Insel Neuseelands. Dort findet sie sich an felsigen oder geröllreichen Orten in den untereren Lagen des Hochgebirges und zwar auf der östlichen — trockeneren — Flanke. An den Ästen sitzen dicht gedrängt die fast sessilen, stark lederigen, etwa eiförmigen Blätter; die Spreiten sind vorn etwas abwärts gekrümmt. So erinnert die Pflanze in ihrem xerophytischen Habitus lebhaft an manche Typen der Capflora. An der Jugendform ist das Laub nach Cockayne (Transact. New Zeal. Inst. XXXI [1898] 381) gestielt, größer an Fläche, nicht abwärts gekrümmt und von fleischiger und weicher Beschaffenheit. „Es ist sonderbar", bemerkt Cockayne l. c., „daß diese weiche fleischige Form des Blattes die permanente Form bei *V. Haastii* Hook. f. darstellt, einer sehr nahe verwandten Pflanze, die sich auf die Gebiete der westlichen Regenzone beschränkt".

*Veronica Haastii* Hook. f. und *Veronica epacridea* Hook. f. bilden also ein Arten-Paar. *Veronica epacridea* gelangt in der Laub-Entwickelung weiter als *V. Haastii;* seine Folgeblätter zeigen sich etwas gehemmt und anatomisch modificiert. Aus den Bedingungen dieses Processes geht hervor, daß es sich um einen epharmonischen Vorgang handelt.

Einen ganz entsprechenden Fall teilt Cockayne von *Rubus australis* Forst. mit. Unter diesem Namen faßt man einen polymorphen Formenkreis zusammen, dessen Elemente mit den verschiedenartigen Abstufungen des neuseeländischen Klimas Schritt für Schritt sich wandeln. Namentlich die beiden gegensätzlichen Seiten des Gebirges der Südinsel bringen contrastierende Formen hervor. Dabei stehen wie bei jener *Veronica* die Species der feuchten Bezirke den Jugendformen näher, weil ihnen keine Hemmungs-Bildungen aufgezwungen werden. Cockayne giebt l. c. 372 den Vermerk: „Eine niederliegende Form des *Rubus australis* Forst., die Mr. S. D. Barker von Glen Bonnie (Westland) mitbrachte, wo sie im Walde in völligem Schatten wächst, hat im Alter Blätter, welche merkwürdig den Jugendformen von *Rubus australis* Forst. var. *glaber* Hook. f. gleichen."

**Pittosporum rigidum** (Fig. 17).

In Neuseeland findet man auf der Ostseite der Süd-Insel an exponierten steinigen Hängen eine Gemeinschaft seltsam xeromorpher Sträucher. Sie kommen sich einander überraschend gleich in ihrem

Aussehen, und es hält schwer, sie ohne Blüten zu unterscheiden. Verwandtschaftlich schließen sie sich vorwiegend an echte Waldbewohner an. Ein typischer Vertreter dieser eigentümlichen Klasse liegt vor in *Pittosporum rigidum* Hook. f. (Pittosporac.). Es ist die zweifellos kärglichste Species des umfangreichen Genus; ich habe seinerzeit versucht darzulegen,[1] daß sie als Abkömmling einer an Regenwald-Medium angepaßten Gattung unter den Einflüssen widrigen Klimas ihre so einschneidende Reduction erlitten hat. Die gespreizten Äste des Strauches sind starr und steif, die Blätter (Fig. 17 *C*) überraschend klein, wenig gezähnt oder beinahe ganzrandig, ziemlich lederig, dunkel gefärbt, vorn stumpf, am Rande

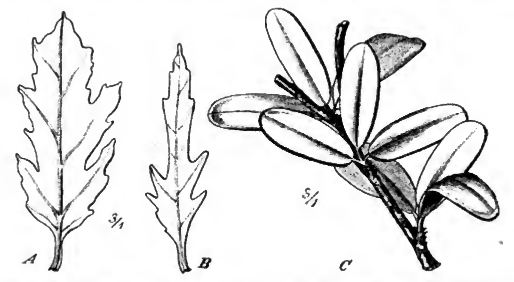



Fig. 17. *Pittosporum rigidum* Hook. f.: *A*, *B* Blätter der Jugendpflanze. *C* Zweigstück der erwachsenen Pflanze. (*A*, *B* nach Cockayne, *C* Original.)

umgebogen; oft sitzen sie gebüschelt am Ende von Kurztrieben. Cockayne (Transact. New Zeal. Inst. XXXI 363) untersuchte die Jugendformen der Pflanze und fand daran die Blätter (Fig. 17 *A*, *B*) „größer, mehr grün, fiederspaltig und zugespitzt". Demnach sieht er in den Blättern des Folgestadiums „evidently reduced forms". Die Einflüsse der Umgebung wären dafür verantwortlich: „häufige Stürme, kein Schutz gegen Frost, oft unzureichende Feuchtigkeit, sehr klare Atmosphäre, starke Insolation und sehr armer steiniger Boden".

[1]) Diels, Vegetations-Biologie von Neuseeland. In Englers Botan. Jahrbüch. XXII (1896) 246; vgl. Cockayne in Transact. New Zealand Inst. XXXIII (1900) 280.

Diese Ansichten fand Cockayne später vollauf bestätigt durch das Verhalten des *Pittosporum rigidum* an seinen verschiedenen Standorten. Er hatte Gelegenheit, den Strauch nicht nur auf freiem Oedland zu sehen, sondern auch an günstigeren Orten zu beobachten. Dort war sein Aussehen stark geändert. Cockayne beschreibt den Wandel in Transact. New Zeal. XXXIII 266: „Im Schutze des Waldes, mit den begleitenden Bedingungen gleichmäßigerer Temperatur, feuchterer Luft, weniger starker Beleuchtung, wasserreicherem Boden und vor allem verhältnismäßiger Sicherheit gegen Wind, entspricht der erwachsene Zustand in jeder Hinsicht der Jugendform und ist so verschieden im Aussehen von der unter xerophytischen Bedingungen draußen wachsenden Pflanze, daß man ihn leicht für eine verschiedene Art halten möchte. Und trotzdem könnten tatsächlich das Individuum des Waldes und das des freien Feldes erzogen worden sein aus Samen von der selben Mutterpflanze, ja von der selben Kapsel. Es ist sehr schwer zu beurteilen, welche Rolle hier das Medium spielt und welche die Erblichkeit. Jedenfalls aber scheint mir, daß, so lange der Wald die selben Bedingungen bieten würde, so lange *Pittosporum rigidum* die Jugendform bewahren würde. Und ferner, wären die xerophytischen Bedingungen beseitigt, was ja ein Klimawechsel zustande bringen könnte, dann würde die xerophile Form — d. h. die gewöhnliche Form der Pflanze — aufhören zu entstehen, obgleich an ihrer Erblichkeit kein Zweifel scheint. Und so bliebe die Jugendform, die in vieler Hinsicht höchst wahrscheinlich der Ahnform der Pflanze gleicht, als einzig Überlebende zurück. Anderseits wäre es möglich, daß ein Klimawechsel die Waldungen ausschlösse, und nur der xerophilen Form zu existieren erlaubte."

Ähnliche Beziehungen verbinden die Arten von *Aristotelia* (Elaeocarpac.). Es heißt bei Cockayne in Transact. New Zeal. Inst. XXXI 389: „Die anfängliche Sämlings-Form der *Aristotelia fruticosa* Hook. f. mit rotem Stengel und ei-lanzettlichen (gesägten) Blättern gleicht bedeutend einer *Aristotelia racemosa* oder *A. Colensoi* in Miniatur, und diese letzteren können betrachtet werden als Pflanzen, die von einem gemeinsamen Ancestral-Stamme ausgehen und die ancestralen Merkmale fast unverändert bewahrt haben, während sie sich bei der reducierten *A. fruticosa* völlig verändert haben durch ihre subalpine Umgebung.

Auch zwischen der *Gaya Lyallii* (Malvac.) vom Westen und *Gaya ribifolia* vom Osten der Süd-Insel bestehen analoge Zusammen-

hänge, welche die Ableitung der östlichen Art sehr wahrscheinlich machen.

Gegründet auf scharfsichtige Beobachtung einer reichen und unberührten Natur, haben COCKAYNES Ausführungen zu *Pittosporum rigidum* einen ganz besonderen Wert. Sie zeigen den Wandel der Laub-Ontogenie im Wandel der exogenen Bedingtheit. Sie zeigen, wie unabhängig der Abschluß dieser Ontogenie — durch das Blühen — von den Formen ist, die sie erreicht hat. Sie bringen Beweis also, daß hier die Summe der Merkmale, die unsere „Species" begründen, hergestellt wird von den wandelbaren Combinationen zweier wandelbarer Elemente.

### *Actinostrobus* und andere Coniferen (Fig. 18).

In seiner Bearbeitung der Coniferen für DE CANDOLLE's Prodromus führt (vol. XVI, II, 444) PARLATORE unter der Gattung *Actinostrobus* zwei Species auf: *A. pyramidalis* Miq. und *A. acuminatus* Parlat. Diese kleine Cupressineen-Gruppe ist geographisch beschränkt auf Südwest-Australien. Viele Autoren vereinigen sie mit *Callitris* (und *Frenela*), aber die größere Zahl der dachigen Schuppen bei den ♀ Blütenständen, sowie namentlich die Reduction der Samenanlagen auf 1—2 erweisen *Actinostrobus* als einen natürlichen Verwandtschafts-Kreis, der sich vermutlich erst in West-Australien entwickelt hat und aus zweifellos genetisch zusammenhängenden Formen besteht (vgl. auch BENTHAM, Flor. Austr. VI, 239). Die Unterschiede der beiden von PARLATORE unterschiedenen Arten liegen z. T. in den Zapfen: bei *A. acuminatus* sind die sechs Schuppen an der Spitze verschmälert und dort etwas auswärts gewendet, sodaß der Zapfen in ein halsförmiges Ende zuläuft (Fig. 18 *E*). Bei *A. pyramidalis* dagegen zeigen die Schuppen wenig Verschmälerung an der Spitze und neigen auch dicht zusammen, der Zapfen schließt ohne deutlichen Hals ab (Fig. 18 *C*). Außer dieser wenig wesentlichen Differenz soll die ♂ Blüte bei *A. pyramidalis* nach PARLATORE 4, bei *A. acuminatus* nur 3 Antheren enthalten. Dieses Merkmal aber finde ich an dem reichlichen von mir in West-Australien gesammelten Material nicht constant: auch *A. acuminatus* hat häufig 4 Antheren.

Bedeutendere Abweichungen zeigen beide Arten in der vegetativen Sphaere. *Actinostrobus pyramidalis* ist ein ansehnlicher Strauch von pyramidenförmigem Umriß; zwar trifft man schon Exemplare von 1 m Höhe reichlich mit Zapfen besetzt, aber die Pflanze kann

auch 7 m Höhe und vielleicht mehr erreichen. *A. acuminatus* bleibt ein ganz niedriger Busch; ich habe ihn bestenfalls 0,4 m hoch gesehen.

Im Zusammenhang mit diesen in der Tracht offenbarten Unterschieden der zwei Formen steht die Ausgestaltung ihres Laubes. Stellung und Form der Blätter ist bei beiden sehr ähnlich: sie besitzen schmale, basal verwachsene, in meist 3-zähligen Quirlen angeordnete Laubblätter.

Fig. 18 *A*, *B* giebt die Primärblätter von *Actinostrobus pyramidalis* wieder. So erscheinen sie an einer etwa $1\frac{1}{2}$ Jahre alten Pflanze, welche aus westaustralischem, von mir eingesandtem Samen im Berliner Botanischen Garten erzogen wurde. Die drei- oder vierquirligen Blätter haben eine linealische Spreite von 6—15 mm Länge. An den Seiten-Achsen höheren Grades bemerkt man eine starke Hemmung dieser Spreiten, das Blatt nimmt schuppenförmige Gestalt an, es geht in die „Folgeform" über. Im erwachsenen Zustande (Fig. 18 *C*, *D*) sind die linealischen Primärblätter fast alle verschwunden, die Äste sind dicht bedeckt von den schuppenförmigen Folgeblättern.

Anders *Actinostrobus acuminatus*. Diese Art zeigt im fructificierenden Stadium die linealischen Blätter noch weit hinauf an den Ästen erhalten: sie sind 10—15 mm lang und durchaus nadelförmig gestaltet (Fig. 18 *E*, *F*). Erst an den jüngsten Seitenästen tritt auch hier die Hemmung der Spreiten auf und führt zur Schuppenform. Im vegetativen Bau also besteht eine völlige Analogie zwischen einem normalen, geschlechtsreifen Exemplar des *Actinostrobus acuminatus* und einem jugendlichen Individuum des *A. pyramidalis* in seinem zweiten Jahre, wo es noch steril ist.

Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß dies enge Verhältnis kein ideelles ist, sondern durchaus real besteht. *Actinostrobus pyramidalis* tritt auf festeren, wasserbindenden Böden West-Australiens in den feuchteren Distrikten des Landes auf. Dort gelangt er zu so ansehnlichen Dimensionen. Schon bei diesen günstigen Constellationen wird er relativ früh fruchtbar, da man in einem größeren Bestande des Strauches oft selbst an den niedrigen Büschen reichlich Blüten und Zapfen findet. *Actinostrobus acuminatus* lebt unter weniger ersprießlichen Bedingungen. Es ist eine Pflanze leichten, oft sandigen Bodens; sie wächst auch in den trockeneren Gebieten des Landes mit kürzerer Vegetations-Zeit. In diesem




Fig. 18. *Actinostrobus: A—D Actinostrobus pyramidalis* Miq., von Watheroo, 3. Januar 1901, leg. Diels n. 2083: *A* Zweig eines Keimlings. *B* Blattquirl davon. *C* Teil eines erwachsenen Zweiges. *D* Blattquirl davon. — *E Actinostrobus acuminatus* Parlat., vom Serpentine River, 8. Dezember 1900, leg. Diels n. 1863. Ganze Pflanze. *F* Blattquirl. — Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

Milieu wird die vegetative Entwickelung behindert, zeitlich und räumlich eingeschränkt.

Genetische Beziehungen zwischen beiden müssen, wie gesagt, notwendiger Weise angenommen werden. Kommt eine Individuen-Gruppe von *Actinostrobus* unter weniger günstige Bedingungen, so verschiebt sich das „normale" Verhältnis zwischen vegetativer und generativer Sphaere: Die Pflanzen erreichen die generative Reife zu einer Zeit, in der sie vegetativ das Primär-Stadium noch nicht völlig passiert haben.

Dieser klare Fall von *Actinostrobus* bereitet das Verständnis complicierterer Erscheinungen vor, wie sie uns bei den Heterophyllien der Coniferen mannigfaltig entgegentreten.

Über die Ontogenie von *Juniperus* sagt Goebel (Flora LXXII [1889] 34): Die Keimpflanzen aller Arten mit anliegenden Schuppen zeigen abstehende Nadeln, und solche treten auch als Rückschlag an älteren Zweigen auf. „Am auffallendsten ist dies bei *Juniperus chinensis*, bei welcher noch an über 2 m hohen, blühbaren Exemplaren Rückschlags-Sprosse in großer Anzahl auftreten. Die Blüten stehen aber gewöhnlich nur an den Sprossen mit anliegenden, schuppenförmigen Blättern. Doch traf ich gelegentlich auch an einem Zweige mit abstehenden Nadeln in der Achsel einer Nadel männliche Blütenkätzchen."

Bekanntlich kehrt die Heterophyllie, welche bei dieser Wachholder-Art die Ontogenese charakterisiert, bei *Juniperus* innerhalb der Art-Verbände wieder: neben den später schuppenblättrigen Species (Sect. *Sabina*) giebt es dauernd linealblättrige Arten, wie etwa unsere *Juniperus communis*. Das selbe ereignet sich bei anderen Nadelhölzern. Z. B. steht *Saxegothaea* von den nächst verwandten Gattungen entfernt durch ihre linealen Blätter. Es liegt ein ähnliches Verhältnis vor, wie bei den S. 65 erwähnten Pflanzengruppen mit abgestufter Blatt-Gliederung.

### *Colletia spinosa.*

Die Jugendstadien von *Colletia spinosa* Lam. (Rhamnaceae) und ähnlicher Arten sind seit Hildebrand (Flora LVIII [1875] 309) öfter beschrieben worden. Es sei nur kurz angeführt, daß sie cylindrische Sproßachsen entwickeln und daran gezähnte Laubblätter von gewöhnlichem Gepräge tragen. Wie die Blätter verkümmern und die assimilierenden Dornzweige sich abflachen, ist

bekannt. Für unsere Frage wendet sich das Interesse dem Verhalten der nächstverwandten Formen zu. Denn unter diesen sehen wir manche Species zeitlebens wohl ausgebildete Blätter behalten. Bei *Colletia serratifolia* Vent., die seit Bentham u. Hooker gewöhnlich der benachbarten Gattung *Discaria* eingereiht wird, weist schon Hildebrand auf diesen Zusammenhang hin.

***Jacksonia*** und ***Isotropis*** (Fig. 19).

Die im nördlichen und westlichen Australien vorkommenden Arten der Gattung *Jacksonia* (Leguminosae) bieten in ihrem erwachsenen Zustande das Bild vielästiger, blattloser Sträucher. Ihre Zweige sind meist mit seidiger Behaarung ausgestattet. Die Achsen äußern in der Querschnitts-Form bedeutende Mannigfaltigkeit, und so wird ihr Bau zur Gruppierung der Formen entscheidend (vgl. Bentham, Flora Australiensis II 53). Reinke (in Pringsheims Jahrb. XXX 20 ff.) giebt eine Übersicht der vorkommenden Typen. Das in den meisten Herbarien dürftige Material bot ihm keine Gelegenheit, irgendwo die Blätter des Genus zu beobachten. In der Natur dagegen sind sie in der Jugend bei zahlreichen — vielleicht bei sämtlichen — Arten vorhanden. Die von Reinke (nach Bentham) angezogene *Jacksonia foliosa* ist also keine bevorzugte Ausnahme, sondern ein Beispiel für viele. Im Berliner Herbarium liegen beblätterte Jugendpflanzen, die ich in West-Australien sammelte, z. B. von folgenden Arten: *Jacksonia hakeoides* Meissn. (Fig. 19 *A*, *B*), *J. sericea* Benth. (Fig. 19 *E*), *J. restioides* Meissn. (Diels n. 3793, n. 1951, n. 1888): also aus verschiedenen der übrigens eng verketteten Abteilungen der Gattung.

Die Blätter dieser Jugendform zeigen sämtlich den Fig. 19 *B* dargestellten Typus: Einfiederigkeit, zwei kleine Nebenblätter. Die Contur der Spreite wechselt, ebenso die Länge des Blattstiels. Dreifiederigkeit des Blattes kommt an dem mir zugänglichen Materiale nicht vor. Doch zeigt sich an der Grenze von Petiolus und Spreite die bei Leguminosen so gewöhnliche Absetzung, welche die Auffassung des Blattes als unifoliolat rechtfertigt.

Wie mein Freund E. Pritzel in unseren Fragmenta phytographiae Australiae occidentalis (Englers Botan. Jahrb. XXXV [1904] 230) schon andeutet, bestehen zahlreiche Analogien zu *Jacksonia* bei der Gattung *Isotropis*. Dieses Genus unterscheidet sich — wahrscheinlich nicht einmal durchgängig — von *Jacksonia*

nur dadurch, daß das Ovarium 4 Samenanlagen enthält, statt 2. Die Beziehungen beider Gattungen sind sehr innige.

Die vegetativen Organe von *Isotropis* sind weniger gleichartig ausgebildet als die von *Jacksonia*. Es giebt Arten, z. B. *Isotropis Drummondii*, die äußerlich von gewissen *Jacksonia*-Species nicht unterscheidbar sind. Andere zeigen einen sonderbaren Dimorphismus




Fig. 19. *Jacksonia* und *Isotropis: A, B Jacksonia hakeoides* Meissn. Junge Pflanze, 6 cm hoch, von Greenough River Crossing, 10. September 1901, leg. Diels n. 5793, *B* Blatt davon. — *C, D Isotropis striata* Benth., West-Australien, 1893, leg. Cronin: *C* Zweig einer blühenden Pflanze, *D* Blatt davon. — *E* unterer Teil eines Zweiges einer jungen *Jacksonia sericea* Benth., West-Australien, leg. Diels n. 1951. — Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

der vegetativen Achsen: die einen sind blattlos wie erwachsene Jacksonien, die anderen beblättert wie jugendliche Jacksonien. Endlich haben wir Formen, — die man bisher unter *Isotropis striata* zusammengefaßt hat —, welche fast ausschließlich beblätterte Achsen erzeugen (Fig. 19 *C, D*). Die Blätter dieser foliaten *Isotropis* sind denen von *Jacksonia* teils congruent, teils ist ihre Ausgestaltung

weiter entwickelt: durch Vergrößerung der Nebenblätter, ja durch Andeutung einer trifoliolaten Spreite.

In dem Gesamtkreise dieser Leguminosen erweist sich demnach *Isotropis* als eine Gruppe, wo die bei *Jacksonia* nach der Kindheit eintretende Hemmung der Laubblätter entweder teilweise oder vollständig beseitigt erscheint: teilweise, wenn die Blätter an speciellen, der günstigen Zeit des Jahres eigentümlichen Achsen erscheinen; vollständig, wenn die Pflanze überhaupt nur solche blatttragenden Achsen erzeugt (*Isotropis striata*). Der letzte Modus findet sich nur in der durch regelmäßige Winter-Regen ausgezeichneten Südwest-Provinz Australiens und dort wiederum in den am meisten bevorzugten Gegenden. Hier war für den *Jacksonia*-Typus die Möglichkeit gegeben, die sonst nur in der Jugend erscheinenden Laubblätter beizubehalten und trotzdem blühreif zu werden. In einer Gruppe (*Isotropis*) wurde diese Möglichkeit realisiert, sie setzte den Jugend-Typus von *Jacksonia* gewissermaßen fort bis zur Fortpflanzungs-Reife und schuf damit einen Zustand, der die Möglichkeit eines neuen Formen-Complexes in sich schloß.

### *Bossiaea rufa.*

Von *Bossiaea* (Leguminosae) spricht schon 1875 F. Hildebrand in seiner Abhandlung „über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen" (Flora LVIII [1875] 308). Er beschreibt die Keimpflanze von *Bossiaea rufa* R. Br. mit ihrer radiären Hauptachse und den verkehrt-eiförmigen Blättern daran, sowie den abgeflachten Seitenästen, deren Blätter deutliche Reduction erleiden. „So stellte sich hier", sagt Hildebrand l. c., „an den Keimpflanzen von *Bossiaea rufa* ein interessanter Entwickelungsproceß dar, indem die bald verkümmernde Hauptachse nebst ihren Blättern denen anderer Arten von *Bossiaea*, z. B. *B. macrophylla* und *B. cinerea* R. Br. glich, wo noch kein Anfang zu einer Phyllokladien-Bildung bemerkbar ist. In weiterer Folge standen dann die aus den Achseln der Kotyledonen entspringenden Zweige, in der Vegetationsweise wieder anderen Arten von *Bossiaea*, z. B. *B. linophylla* R. Br. und *B. spinescens* Meissn. gleichend, indem sie zwar noch beblättert waren, aber schon einen verbreiterten Stengel besaßen. Erst bei den hypokotyledonaren Zweigen trat nach einigen Blättern die reine Phyllokladien-Bildung auf, wie sie sich an den Zweigen der erwachsenen Pflanzen von *Bossiaea rufa* zeigt. Wir sehen hier also, um die Sache von der

entgegengesetzten Seite zu betrachten, ein bemerkenswertes Verhältnis, wo wir in einer und der selben Gattung Arten haben, die sich auf den verschiedenen Stufen zur Phyllokladien-Entwickelung befinden, welche Stufen dann an den Keimpflanzen der mit vollständigen Phyllokladien versehenen Arten hinter einander an einem und dem selben Individuum sich ausbilden. Es dürfte dieser Umstand wohl hinlänglich dafür sprechen, daß die Vorfahren aller *Bossiaea*-Arten gestielte eiförmige Blätter besaßen, die denen anderer, verwandter Leguminosen-Gattungen glichen, und daß erst allmählich bei einzelnen Arten die Phyllokladien-Bildung aufgetreten, welche bei den einen auf erster Stufe stehen geblieben, bei den anderen den höchsten Grad der Ausbildung, nämlich die vollständige Blattlosigkeit, erreichte."

Diese Darstellung Hildebrands ist insofern nicht erschöpfend, als sie der eigenen Variabilität von *Bossiaea rufa* keine Rechnung trägt. In Wahrheit nämlich kommen schon innerhalb der Species-Grenzen von *Bossiaea rufa* (im Sinne Benthams) jene drei Stufen der Belaubung vor. Bentham's Analyse der Art (Flor. Austr. II. 166) unterscheidet eine gut belaubte Form („d. *foliosa*"), eine schwach beblätterte („c. *virgata*") und endlich zwei mehr oder minder blattlose („a. *normalis*" und „b. *oxyclada*"). Alle diese Formen wachsen in Südwest-Australien; ihre Bedingtheit bedarf näherer Untersuchung. Sie bilden Analoge zu *Acacia* oder *Carmichaelia* (S. 76, 77).

### *Carmichaelia.*

In ihrem ontogenetischen Wesen bietet die Gattung *Carmichaelia* (Leguminosae) zahlreiche Parallelen zu dem bekannten Verhalten von *Acacia*, sodaß es genügt, wenige Punkte hervorzuheben.

Über den epharmonischen Gegensatz gewisser geographischer Formen der Süd-Insel Neuseelands macht Cockayne (in Transact. New Zeal. Inst. XXXI 365) einige schätzbare Mitteilungen: „*Carmichaelia flagelliformis* von den Port Hills (bei Christchurch) ist in freier Lage bei voller Besonnung laublos oder beinahe so; im Schatten der Bäume dagegen wächst sie als völlig beblätterte Pflanze". Man vergleiche auch das Verhältnis von *C. robusta* und *C. grandiflora*: Die *C. robusta* des trockenen Trelissick Basin, ein blattloser Rutenstrauch, *C. grandiflora* „dauernd beblättert, nur an Orten anzutreffen, wo sie vollen westlichen Regenfall empfängt, und daher die gewöhnliche *Carmichaelia* von Westland.

Wertvoll sind auch COCKAYNE's Angaben über die helikomorphen Erscheinungen bei *Carmichaelia* (in Transact. New Zeal. Inst. XXXII 91). Die am stärksten xeromorphen Species (*C. nana* und Verw.) zeigen im Alter völlige Reduction des Laubes, in der Jugend haben sie noch einfache ausgerandet-oblonge Blätter. In *C. uniflora* nun existiert eine Form, deren „Endstadium aussieht, wie eine gehemmte Primärform der *Nana*-Section".

**Acacia insolita** (Fig. 20).

In Engler's Botan. Jahrb. XXXV (1904) 311 hat E. PRITZEL eine sehr eigentümliche Art von *Acacia* (Leguminos.) unter dem Namen *Acacia insolita* beschrieben und auf S. 312 abgebildet. Diese Pflanze stößt in gewissem Sinne die seit BENTHAM allgemein adoptierte Gliederung von *Acacia* in *Bipinnatae* und *Phyllodineae* um, da sie in erwachsenem Zustande sowohl Fiederblätter als Phyllodien trägt: die Phyllodien allerdings nur an den obern Teilen der Zweige, in der Blüten-Region (Fig. 20).

Der Autor der neuen Species läßt ihre Verwandtschaft im ungewissen: er beschränkt sich darauf hinzuweisen, daß die Tracht Anklänge an *Acacia nigricans* (unter den *Bipinnatae*) böte, freilich bei großer Verschiedenheit der Blüten; während die Gestalt der Phyllodien auf die Reihe *Pungentes* der *Phyllodineae* weise. Mir scheint *Acacia insolita* verwandtschaftlich zweifellos zu diesen *Pungentes* zu gehören: der Bau der Blüten schließt sie dort zwanglos an.

Nun besitzen sehr viele, vermutlich sogar alle, phyllodinen *Acacien* am Beginne ihres Daseins gefiedertes Laub. Es ist das ja einer der bekanntesten Fälle von heteroblastischer Entwicklung überhaupt.

Bei *Acacia insolita* producieren die Achsen während des größten Teiles ihres Lebens doppelt gefiederte Blätter. Sie legen die Blüten bereits an, ehe sie zum Phyllodium-Stadium übergehen. Und so ergiebt sich das in Fig. 20 dargestellte Resultat.

Die Species erscheint also im Vergleich zu ihren Verwandten als blühbar gewordenes Jugendstadium. Wiederum liegt die Erklärung dafür in ihrem klimatischen Milieu. Während ich die meisten *Pungentes* in den trockeneren Revieren des südwestlichen Australiens antraf, fand sich *Acacia insolita* in den feuchten Waldbergen am oberen Blackwood-River, unweit der Zinn-Minen von Greenbushes, eines Platzes, der 80 cm jährlichen Niederschlag

genießt. So dürfen wir hier wörtlich wiederholen, was sich bei *Isotropis* (S. 74) ergab: In jener Gegend war für eine phyllodine *Acacia* „die Möglichkeit gegeben, die sonst nur in der Jugend erscheinenden

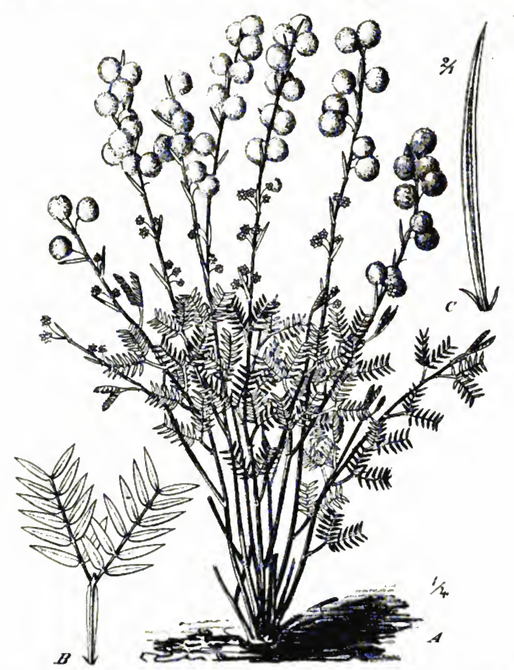



Fig. 20. *Acacia insolita* E. Pritzel: *A* Habitus. *B* Blatt. *C* Phyllodium. (Nach Diels und Pritzel.) — Beleg im Botan. Museum zu Berlin.

Laubblätter beizubehalten und trotzdem blühreif zu werden". Im Kreise der *Pungentes* wurde bei *Acacia insolita* „diese Möglichkeit realisiert, sie setzte den Jugend-Typus gewissermaßen fort bis zur Fortpflanzungs-Reife".

Diese Auffassung erleidet keine Einbuße durch die Tatsache, daß große Gruppen der Gattung *Acacia* zeitlebens normale Laubblätter tragen und auch im blühreifen Stadium nur solche besitzen. Denn *Acacia insolita* gehört genetisch zweifellos den *Phyllodineae* an, und bei diesen ist normale Beblätterung eben auf das Kindheits-Alter beschränkt.

E. Pritzel meint in Diels et Pritzel Fragmenta Phytographiae Australiae occidentalis, (Engler's Bot. Jahrb. XXXV) S. 278, *Acacia insolita* sei wohl als eine „fast ganz zum Fiederblatt zurückgekehrte Art aufzufassen, die überhaupt nur noch in den obersten Teilen Phyllodien bildet". Er bringt sie in Parallele zu den bekannten Rückschlags-Erscheinungen vieler phyllodiner Arten, wobei — wenn Feuchtigkeit und Beschattung reichlich geboten sind, — die Phyllodien fiederige Spreiten entwickeln oder gänzlich durch Fiederblätter ersetzt werden. Dieser Parallelisierung kann man nur sehr bedingt beitreten, dann nämlich, wenn sie nur als ein Gleichnis gelten soll. Genetisch ist sie unstatthaft, denn da findet keine Rückkehr zum Fiederblatt statt, sondern eine Ausgestaltung von Organen, die so ungehemmt sonst nur dem jugendlichen Alter vorbehalten ist.

### b) Fälle von unbekannter Bedingtheit.

*Hakea costata. — Acacia decipiens. — Petrophila diversifolia. — Chamaecyparis pisifera.*

#### *Hakea costata* (Fig. 21).

*Hakea costata* Meissn. (Proteac.) ist eine Species trockener Sandheiden West-Australiens von ausgeprägt xerophytischer Tracht. Die Höhe des starren Strauches beläuft sich in der Regel auf 1—1,5 m. Das Laub ist heteromorph. Der Autor der Art, Meissner (in Plant. Preissian. I 575), verkannte die Heteroblastie und beschrieb als var. β. *lanceolata* die Jugendform, als var. α. *linearis* das erwachsene Stadium. Bei Bentham (Flor. Austral. V 526) aber ist, richtiger, angegeben, es seien „die Blätter der blühenden Äste linealisch, dornig-zugespitzt, starr, mit verdickten Rändern und stark vorspringendem Kiel oder Mittelnerv, doch die unteren Blätter zuweilen länglich, flach, 5 mm breit, einnervig und mit einem kurzen Blattstiel versehen.

Ich habe mich in der Heimat der Art am Moore River leicht überzeugen können, daß sich Jugendform des Laubes und Blütenreife

bei ihr nicht ausschließen. Der in Fig. 21 *A*, *B* naturgetreu dargestellte Blüten-Zweig stammt von einem nur 18 cm hohen Exemplar (Diels n. 2595 a im Berliner Herbar). Ich fand es in unmittelbarer Nachbarschaft eines „normal" heterophyllen Individuums (Diels n. 2595), von dem Fig. 21 *C*, *D* entnommen wurde.

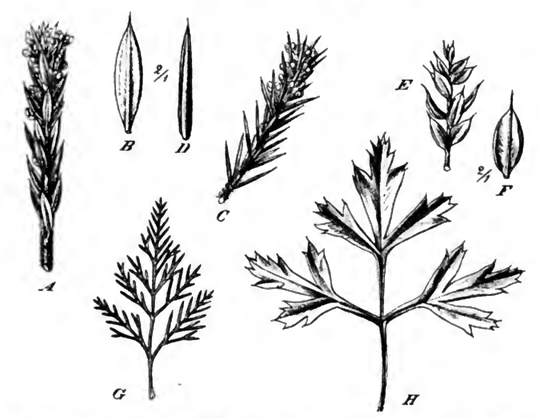



Fig. 21. *A—D Hakea costata* Meissn.: *A* Zweig des Primärstadiums. *B* Blatt davon. *C* Zweig der Folgeform. *D* Blatt davon. *E*, *F Hakea myrtoides* Meissn. *E* Zweig. *F* Blatt. — *G*, *H Petrophila diversifolia* R. Br.: Blatt von dem unteren Teil einer 15 cm hohen Pflanze von Geographe Bay, leg. Miss Irvine. *H* Blatt der Folgeform einer 1 m hohen Pflanze von Albany, leg. Diels.
Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

Die Blühbarkeit dieser Art in ihrer vegetativen Jugendform ist auch deshalb beachtenswert, weil die nächst verwandte *Hakea myrtoides* Meissn., die auf besserem Boden wächst, im Charakter ihres ziemlich breit eiförmigen Blattes (Fig. 21 *E*, *F*) sich unverkennbar an eben jene Jugendform anschließt.

### *Petrophila diversifolia* (Fig. 21).

In der Gattung *Petrophila* (Proteac.) haben viele Arten der Gattung die Fähigkeit, an sehr verschiedenen Helikomorphien zur

Blüte zu schreiten. So auch *Petrophila diversifolia* R. Br. Zugleich ist diese Species, wie der Name schon andeutet, mit Heterophyllie behaftet. Frühzeitig bereits sind die Blätter fiederschnittig. Aber bei den Jugendformen (Fig. 21 *G*) sind die Abschnitte wiederum in schmal-linealische, höchstens 0,5 mm breite Segmente geteilt, sodaß die Blätter ein sehr zierliches Aussehen gewinnen. Bei den Folgeblättern (Fig. 21 *H*) sind die Segmente weniger stark geteilt und mit viel breiterer Fläche versehen: ich maß an verschiedenen Exemplaren, ca. 1 m hohen Sträuchern, eine durchschnittliche Breite von 5—6 mm. Die Blüte tritt schon an Exemplaren auf, die das Primärstadium des fein zerteilten Laubes kaum überschritten haben. Im Herbarium des Berliner Museums befinden sich zwei Exemplare von der Geographe Bay (leg. Miss Irvine), deren noch völlig unverzweigte Achse nur 15 cm Höhe hat; ihr Alter ist auf wenige Monate zu schätzen. Und doch haben sie bereits normale Blütenbezw. Fruchtzapfen entwickelt.

**Acacia decipiens** (Fig. 22).

Die Heterophyllie der *Acacia decipiens* R. Br. (Leguminosae) schließt sich hier wahrscheinlich an, doch ist sie bis jetzt noch nicht sicher aufgeklärt. Ich beobachtete die Pflanze in ihrer Heimat, dem südlichen Teile West-Australiens, im Dünen-Gebüsch unweit des Vasse Rivers. Die jüngeren Individuen (Fig. 22 *A*) zeigen Phyllodien von 2—3 cm Länge bei etwa gleicher Breite. An den blühenden Zweigen erwachsener Pflanzen (Fig. 22 *B*) dagegen erreichen die Phyllodien nur etwa 8 mm nach beiden Erstreckungen.

In Europa ist *Acacia decipiens* bekannt als Kalthaus-Pflanze. Sie kam schon früh in Cultur, und gelangte zur Abbildung z. B. im Botan. Magaz. t. 1745. Im Berliner Botanischen Garten wurde sie zwischen 1830 und 1850 in mehreren Formen cultiviert. Das erste Exemplar von dort, welches eingelegt und in das Herbarium aufgenommen wurde, stammt von 1832; es ist eine typische *Acacia decipiens*. Unter den Formen, die später eingereiht wurden, befindet sich eine handschriftlich als „major" bezeichnete Pflanze (Fig. 22 *C*). Diese gleicht in ihren Phyllodien durchaus der in Fig. 22 *A* abgebildeten Jugend-Form; sie bringt trotzdem aber Blüten hervor, wie ein im Juni 1847 eingelegtes Exemplar des Berliner Herbariums belegt (Fig. 22 *C*). Da diese Pflanzen gegenwärtig nicht mehr im Berliner Garten existieren, so läßt sich über

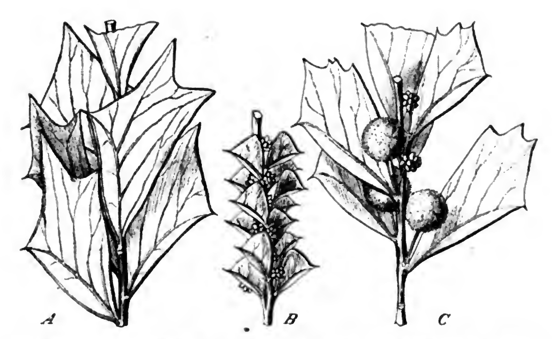



Fig. 22. *Acacia decipiens R. Br.*: *A* Wilde Pflanze vom Vasse River, jugendliches steriles Individuum, März 1901, leg. Diels n. 2653a; *B* Wilde Pflanze von Albany, blühendes Individuum, September 1901, leg. Diels n. 4353; *C* Cultur-Pflanze „var. *major*" Botan. Garten zu Berlin, Juni 1847.
Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

das wirkliche Verhältnis der var. „*major*" zu der typischen Pflanze der Gärten nichts festlegen. Auf alle Fälle aber bleibt die jugendliche Gestaltung der Phyllodien bemerkenswert. Denn sie beweist, daß sie mit Blühbarkeit vereint sein kann.

### *Chamaecyparis pisifera* (Fig. 23).

*Chamaecyparis pisifera* S. et Z. (Pinac.) ist unter den heteroblastischen Coniferen eine der bestbekannten Arten. Die ontogenetische Entwickelung des Laubes beginnt, wie bei vielen Species ihrer Verwandtschaft, mit spiralig gestellten, linealischen Nadeln von etwa 3—5 mm Länge und blaugrüner Färbung. Diese helikomorphe Form stellt die von Sieber und Zuccarini als *Retinispora squarrosa* beschriebene Pflanze dar (Flor. jap. II 40). Man kann sie durch Stecklings-Cultur künstlich fixieren; bei den Japanern war schon seit alter Zeit diese Praxis in Übung.

Fig. 23 *A* zeigt den Habitus einer derartigen Primärform, die man mit Beissner u. Hochstetter als *Chamaecyparis pisifera squarrosa* bezeichnen mag. Unsere Abbildung wurde angefertigt nach einem Exemplar, das Maximowicz auf seiner zweiten japanischen Reise

(1862) bei Yokohama gesammelt hat. Der im Berliner Herbar befindliche Zweig trägt 9 junge Fruchtzapfen. Diese Primärform ist also in ihrer Heimat der Blütenreife fähig. Wahrscheinlich kommt sie nicht einmal selten zur Blüte, denn schon die Original-Abbildung in Siebold et Zuccarini Flor. japon. II tab. 123 fig. II zeigt Zweige der *„Retinispora squarrosa“* mit Fruchtzapfen. Auch die Äste mit ♂ Blüten haben „folia erecto-appressa“. Im Texte

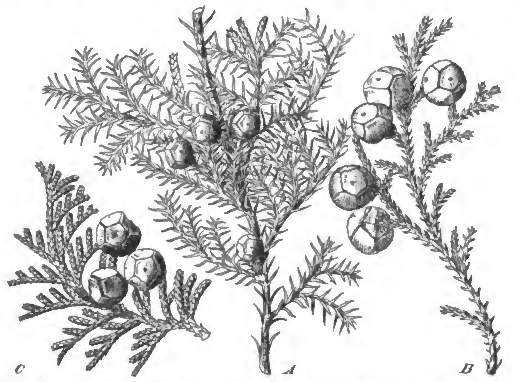



Fig. 23. Blühreife Helikomorphien bei *Chamaecyparis pisifera* S. et Z.: *A* „Jugend-Form“: *Chamaecyparis pisifera squarrosa* Beissn., von Yokohama, leg. Maximowicz 1862. *B* „Übergangs-Form“: *Chamaecyparis pisifera plumosa* Veitch. von Yokohama, leg. Maximowicz 1862. *C* „Endform“ *Chamaecyparis pisifera typica*. von Nikko, leg. Rein. — Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

giebt Zuccarini außerdem eine eingehende Beschreibung beider Blüten.

Auch in der Cultur bewahrt sie diese Eigenschaft. Beyerinck erwähnt (in Botan. Zeitung XLVIII [1890] 523), daß in „günstiger Lage, z. B. in Süd-Europa, die *Retinispora* einzelne Früchte mit keimfähigen Samen bringen“. Und Beissner (Handb. der Nadelholzkunde S. 86) sagt über das Verhalten dieser Jugendform in unseren Gärten: „Im milden Klima unter günstigen Kulturbedingungen brachten üppige Exemplare auch Frucht. . . . Sämlinge, welche auch

ich von dieser Jugendform aus südeuropäischen Samen erzog, ergaben früher oder später *Chamaecyparis pisifera* (d. h. die Folgeform); manche derselben zeigten die Jugend-Entwickelung mehr, andere nur in sehr geringem Grade und waren schon in frühester Jugend gar nicht von normalen Sämlingen zu unterscheiden."

„Bei üppiger Kultur in günstigem Boden und Standort kehrt diese Jugendform plötzlich in der Zweigbildung zur Art zurück; so beobachtete Herr v. St. Paul eine 2 m hohe Pflanze, wo aus der blaugrünen *Chamaecyparis pisifera squarrosa* die normale *Chamaecyparis pisifera* von tadellos grüner Farbe hervorwuchs."

Gewöhnlich aber erfolgt der Übergang von der Primärform zum erwachsenen Stadium (Fig. 23 *C*) nicht so unvermittelt, sondern es schaltet sich die als *Chamaecyparis pisifera plumosa* bekannte Übergangsform dazwischen ein. Dieses Stadium wurde 1861 von J. G. Veitch unter dem Namen *Retinispora plumosa* aus Japan nach Europa eingeführt. Der in Fig. 23 *B* dargestellte Zweig hat die gleiche Herkunft wie die Jugendform: er wurde von Maximowicz 1862 in Japan eingelegt. Er zeigt ebenfalls normal entwickelte Blüten, wie es nach dem Verhalten der Jugendform zu erwarten war. Beissner schildert die Bedingungen der Blütenreife in etwas vagen Ausdrücken (l. c. 88): „Bei üppiger Entwickelung im günstigen, milden Klima tritt auch Fruchtbildung ein; die Zapfen und Samen sind etwas kleiner als bei der Art, aber die Sämlinge gehen früher oder später in der Zweigbildung zur Art über, wenn auch, wie es ja nur natürlich ist, manche Sämlinge sich im jugendlichen Zustand erhalten."

Die ausdrückliche Betonung dieser Vorkommnisse durch Carrière und Beissner hatte übrigens auch in historischem Interesse ihr Verdienst. Denn vorher waren gerade die Cupressineen einem Autor (Hochstetter) Anlaß zu der Äußerung gewesen, es wäre merkwürdig, „daß die künstlich fixierten Formen der ersten Entwickelung der Samenpflanzen noch nicht fructificiert hätten". Darauf hatte Regel (Gartenflora 1880, 362) erwidert, das sei „nicht merkwürdig, sondern nur natürlich, da eben nur die Form der Fruchtperiode Blumen und Früchte ansetzen kann". Es war also in Hochstetter ein Gefühl der Wahrheit lebendig, während der Meister der gärtnerischen Botanik sich hier in einem Circulus vitiosus bewegt.

Auch die heteroblastische Entwickelung, welche zu einer Hemmung des Laubes im Folgestadium führt, kann an jeder Stelle von der Blütenreife unterbrochen und zum Abschluß gebracht werden. Mehrere sehr einfache Fälle dieser Klasse sind offenbar wieder epharmonisch geregelt. Wenn z. B. *Acacia decipiens* in der vegetativ entwickelteren großlaubigen Jugendform zur Blüte kommt, so liegt das daran, daß das feuchtere, schattigere Medium die xeromorphe Endform nicht zur Bildung bringt (S. 81). Ebenso lassen sich die waldbewohnenden *Aristotelia* (S. 68) auffassen, oder *Veronica Haastii* (S. 66), die an der regenreichen Westküste des südlichen Neuseeland heimisch ist. Ausgeprägter noch zeigt sich diese epharmonische Regulierung in den zur Blattlosigkeit oder zur Phyllodienbildung im Folgestadium befähigten Formenkreisen. Dort ergeben die geographische Verbreitung und die Umstände des Vorkommens das gleiche Resultat: die beblätterten „Jugendformen" gehören den Mesophyten an. *Acacia insolita* (S. 77, 78) ist eine derartige mesophytische Abwandlung eines phyllodinen Acacien-Typus. *Isotropis striata* (S. 74) spielt die gleiche Rolle in der xerophytischen Gruppe *Jacksonia-Isotropis*, deren Arten in den extremeren Gegenden Australiens entstanden sind. Das selbe gilt von *Bossiaea* (S. 75), von *Colletia* (S. 72) und vielen anderen Gattungen.

Dagegen lassen sich andere Vorkommnisse einstweilen nicht in die epharmonische Sphaere einordnen. Wenn bei *Hakea costata* (S. 80) manche Pflanzen schon in der Phase des entwickelteren Jugendlaubes blühen, so kennen wir keine äußeren Einflüsse als Bedingung dazu; denn in unmittelbarer Nachbarschaft blühen andere Individuen erst im reducierten Folgestadium. Ebenso bieten die oft erörterten heterophyllen Coniferen (S. 72, 82) viele unerledigte Fragen. Ihre Folgeblätter erscheinen unstreitig gehemmt, und trotzdem werden sie gerade befördert durch vegetationsgünstige Umstände. Umgekehrt wissen die Züchter längst, daß alles, was die Ernährung beeinträchtigt, die Erhaltung des — vegetativ doch höher stehenden — Jugendstadiums begünstigt. „Sehr entschieden", sagt Beyerinck (Botan. Zeit. XLVIII [1890] 538 ff.), „ist der Einfluß unzureichender Ernährung auf die Ausbildung der Jugendformen bei Topfpflanzen" dieser heteroblastischen Coniferen. Und damit im Einklang steht das Verhalten der Gattung *Actinostrobus* (S. 69), wo auch die mehr xerophytische Art, *A. acuminatus*, Jugendform und Blütenreife verbindet.

Das Ergebnis ist also in voller Übereinstimmung mit den Resultaten bei den Heteroblastien mit gehemmten Primärblättern. Das Verhältnis der Helikomorphie und der Blütenreife ist an sich verschiebbar. Es wird geregelt durch Bedingungen verschiedenartigen Charakters. In einigen Fällen sind sie epharmonischen Wesens, in anderen wissen wir nicht, wie sie beschaffen sind.

---

## 3. Heteroblastien mit Helikomorphie von unbestimmtem Charakter.

*Campanula rotundifolia.* — *Eucalyptus.* — *Cactaceae.* — *Liliaceae-Aloinae.* — *Hepaticae.* — *Musci.* — *Utricularia* Ser. *Limosae.* — *Lycopodiaceae.* — *Berberis.* — *Plagianthus betulinus* und *Sophora tetraptera.*

Es bleibt nun eine letzte Gruppe von Heteroblastien zu untersuchen. Bei dieser stößt man schon auf Schwierigkeiten, wenn man das Verhältnis von Primärblättern zu Folgeblättern näher bestimmen will. Die Helikomorphie darf hier nicht einfach als Ausdruck verschiedener Entfaltungs-Stadien betrachtet werden; es läßt sich nicht von Hemmungen sprechen. Vielmehr bestehen unaufgeklärte Qualitäts-Unterschiede zwischen den Phasen der Laub-Skala.

In einigen Fällen ist es geglückt, wenigstens Unterschiede der Bedingtheit für diese Phasen aufzudecken; in anderen fehlt es auch noch an diesen Vorstufen einer naturgemäßen Auffassung.

Aber wie dem auch sein mag, zu unseren Fragen liefern gerade die Vertreter dieser schwierigen Gruppe recht wertvolle Aufschlüsse.

### *Campanula rotundifolia* (Fig. 24).

*Campanula rotundifolia* (Fig. 24 *A*) ist durch Goebel's Versuche als organographisch lehrreiches Objekt zu einem gut begründeten Rufe gelangt. Neuerdings hat nun Goebel davon eine „merkwürdige Form“ beschrieben (Flora XCV [1905] 232), die für unsere Fragen von sehr erheblichem Interesse ist. Ich gebe daher ausführlicher den Tatbestand in den Worten des Autors und reproduciere die von ihm gegebene Abbildung (Fig. 24 *B*). Die Pflanze stammt aus einem Laubwald bei Schleissheim nördlich unweit München. Sie

hat „an der Hauptachse Rundblätter und gestreckte Internodien. Diese Form war in den Versuchen künstlich durch Kultur bei geminderter Lichtintensität erzielt worden. Wir dürfen aber wohl mit Sicherheit annehmen, daß auch bei der Schleissheimer Pflanze die Gestalt des Sprosses und der Blätter, sowie deren Anzahl . . .

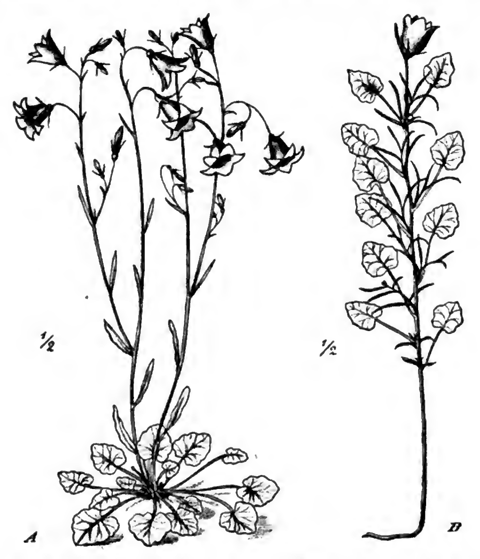



Fig. 24. *Campanula rotundifolia* L. *A* „normale" Form, Altenberg bei Aachen, leg. Alex. Braun, im Berliner Herbar. — *B* „abnorme" Form von Schleissheim, nach Goebel.

durch ihr Wachstum im schattigen Wald bedingt war. Derartige Exemplare hatte ich auch früher schon gefunden und kurz beschrieben. Das Neue der vorliegenden Pflanze besteht darin, daß sie, trotzdem sie über die Jugendform eigentlich nicht hinauskam, noch zur Blüte gelangte und daß der Hauptsproß es war, der nach Hervorbringung einer Mittelbildung zwischen Rund- und (typischem)

Langblatt mit einer Blüte abschloß, während die blühenden Triebe sonst Seitensprosse der Rosette darstellen. Ich glaube das Verhalten darauf zurückführen zu sollen, daß die im Schatten erwachsene Pflanze in dem besonders sonnigen und trockenen Sommer 1904 doch noch Licht genug erhielt, um zur Blüte schreiten zu können."

„Die Pflanze ist ein allerdings nicht ganz strenges Beispiel dafür, daß auch Jugendformen zur Fortpflanzung schreiten können."[1])

Dieser Darstellung, die für sich selber spricht, habe ich nicht viel hinzuzusetzen. Sie zeigt, daß auch in unserer eigenen Flora bei nötiger Aufmerksamkeit viel Material zu diesen Fragen sich finden lassen wird. Sie ist theoretisch weitreichend zu verwenden, um das Schicksal gewisser Grundformen bei nur leichten Modifikationen des Mediums vorzustellen. Sie giebt ein „interessantes Beispiel, wie tiefgreifend die äußere Gestaltung der Pflanzen von äußeren Factoren beeinflußt werden kann".

Sehr treffend äußert Goebel (l. c. 232), „in einem anderen Florengebiete und in größerer Zahl gesammelt", wäre seine Form „wohl unbedenklich als eine von *Campanula rotundifolia* verschiedene Art betrachtet worden". Darin spricht sich eine glückliche Beurteilung des Falles aus. Denn in Wirklichkeit giebt es solche „unbedenklich als verschieden" betrachtete „Arten" mehr, als man einstweilen sich träumen läßt.

Eine Abhängigkeit der Jugendform von besonderen Eigenschaften des Mediums, wie sie bei *Campanula rotundifolia* festgestellt ist, hat sich in zahlreichen anderen Fällen noch nicht erweisen lassen. Sie erscheinen uns vorläufig als vollkommen autonome Gestaltungen. Um so bedeutsamer wird die Frage, wie sich ihre Beziehungen zur Blütenreife gestalten.

### *Eucalyptus* (Fig. 25—27).

Wir beginnen die Untersuchung bei *Eucalyptus*. Es ist sehr auffallend, wie die Zeit der Blütenreife bei diesen Pflanzen in weiten Grenzen schwankt (S. 17). Ihre Heteroblastie ist vorzüglich ausgeprägt. So läßt sich von vornherein auf wertvolle Ausbeute rechnen, wenn man der Wirkung beider Momente auf die Gestaltung der Gattung nachgeht.

---

[1]) Von mir gesperrt.

### *Eucalyptus Risdoni.*

Aus den Sammlungen Gunn's vom südlichen Tasmanien beschrieb J. D. Hooker im Jahre 1847 eine *Eucalytus Risdoni* (Hooker's London Journ. of Botany V 477). Er charakterisiert die Art besonders durch ihre Belaubung „foliis oppositis ovato-cordatis

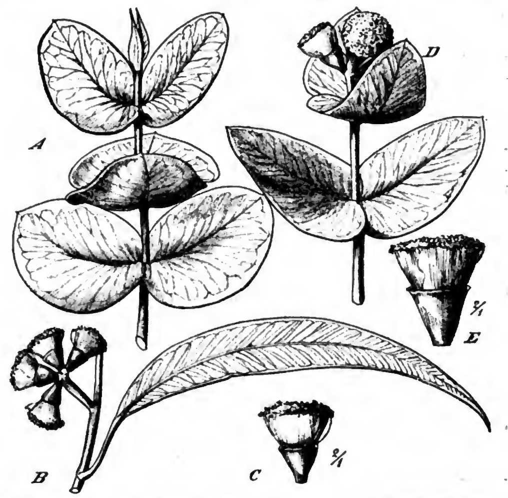



Fig. 25. *Eucalyptus amygdalina* und *Risdoni: A—C Eucalyptus amygdalina* Labill.: *A* Zweig der Jugendform, von Tasmanien; *B* Zweig der blühenden Endform von Victoria, Dandenong, leg. F. v. Müller, *C* Früchte davon. — *D, E Eucalyptus Risdoni* Hook. f.: *D* blühender Zweig von Tasmanien, leg. Gunn. *E* Früchte davon.

Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

acuminatis sessilibus vel basi lata connatis, junioribus ramulis alabastrisque pulvereo-glaucescentibus". Die Notizen des Sammler's setzen die Höhe der Pflanze auf 6—7 m fest.

Aus der Beschreibung, die Hooker von den generativen Teilen giebt, läßt sich entnehmen, daß in diesen Organen nahe Beziehungen zu *Eucalyptus amygdalina* bestehen (Fig. 25 *B, C, D, E*). Das Laub

ist zwar bei der erwachsenen *E. amygdalina* lanzettlich und spitz, gleicht aber im Jugendzustand ganz den Blättern von *E. Risdoni* (s. Fig. 25 *A*).

*Eucalyptus amygdalina*, im südöstlichen Australien und in Tasmanien weit verbreitet, ist jene vielgestaltige Species der Eucalyptus-Gattung, welche die riesigsten Dimensionen erreicht und bisweilen über 100 m hoch gefunden wird. Gewöhnlich aber bleiben ihre Verhältnisse bescheidener, und Bentham nennt sie nach den Angaben der Reisenden „a tree usually small or moderate-sized".

Der Formenkreis der *Eucalyptus amygdalina* erfährt eine erste gründlichere Schilderung durch F. v. Müller in Fragm. phytogr. Austral. n. XII (1860). Dort (S. 54) findet sich auch der Satz: „Transitus autem claros ab *E. Risdoni*, qualem J. Hooker depixit, ad illam *E. amygdalinae* formam, quam Sieber sub nomine *E. radiatae* distribuit, a cl. Oldfield accepi". Diese Erklärung, ausführlicher, wiederholt F. v. Müller in seiner „Eucalyptographia" V. Dec. (1880). Er betrachtet *Eucalyptus Risdoni* Hook. f. „nur für eine aberrante Form von *E. amygdalina*". „*E. Risdoni* ist bis jetzt nur von Süd-Tasmanien bekannt. Es ist ein kleiner Baum. Die Blätter der oberen Äste sind meistens dick und starr, verhältnismäßig kurz und fast gleichseitig, während die Blätter der unteren Äste wie die von Sämlingspflanzen und Adventivschössen gegenständig, sitzend, breit, oft verwachsen und wie die Ästchen und Dolden weißlich bestäubt sind; zudem sind die Früchte im allgemeinen größer. Aber diese Charaktere sind nur graduell und nicht wirklich specifisch".

Auch Bentham, der nur getrocknetes Material sah, hatte (Flor. Austr. III [1866] 203) zugeben müssen, daß die Merkmale von *E. Risdoni* nur graduelle Unterschiede wären, daß „unsere getrockneten Exemplare nicht gestatteten, irgendwelche festen Grenzen zu ziehen, und daß es bei diesem Zustand zuweilen kaum möglich sei, zu entscheiden, zu welcher Art sie gestellt werden sollten".

Diese Urteile der berufensten Kenner klären den Tatbestand genügend auf. In der generativen Sphäre bestehen keine Unterschiede zwischen *Eucalyptus Risdoni* und *E. amygdalina;* in der Vegetation erscheint *E. Risdoni* als Jugendform. Unsere Fig. 25 erlaubt jedem, sich selbst eine Ansicht zu bilden. Das unfruchtbare Bemühen, dem sich Frühere vielleicht hingegeben hätten, doch noch irgend ein trennendes Merkmal minutiöser Art zwischen beiden aufzuspüren, würde man heute

belanglos finden. Denn vor der Summe der Übereinstimmung schwindet eine winzige Differenz, wenn es sich um allgemeine Fragen handelt.

Das Verhältnis zwischen *E. Risdoni* Hook. f. und *E. amygdalina* veranlaßt F. v. Müller, auf ähnliche Beziehungen innerhalb der

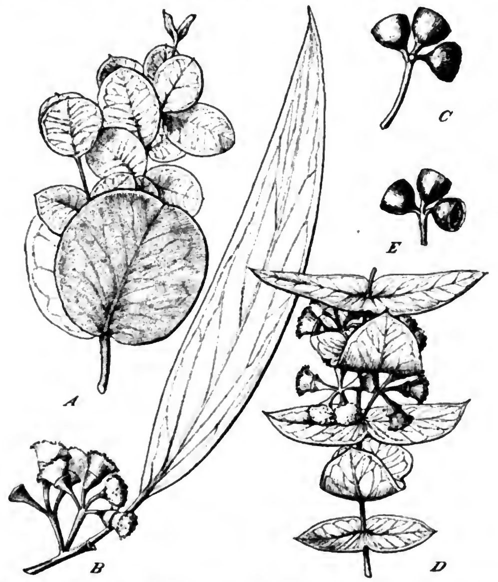



Fig. 26. ***Eucalyptus Stuartiana*** und ***pulverulenta:*** *A—C* ***Eucalyptus Stuartiana*** F. v. M.: *A* Zweig der Jugendform, *B* Teil der erwachsenen blühenden Form, *C* Blüte. — *D, E* ***Eucalyptus pulverulenta*** Sims. *D* Zweig der blühenden Form, *E* Blüte.

Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

Gattung *Eucalyptus* hinzuweisen. „*Eucalyptus pulverulenta* und *E. melanophloia* scheinen die selbe Stellung einzunehmen zu *E. Stuartiana* bezw. *E. crebra,* als *Eucalyptus Risdoni* zu *E. amygdalina*“. (Eucalyptographia V. Dec. sub *E. amygdalina*). F. v. Müller erörtert

jedesmal an entsprechender Stelle genau das Verhältnis dieser Arten-Paare. Es ergiebt sich dabei nicht viel wesentlich Neues. Nur zum Verständnis unserer Fig. 26 wollen wir ihm noch bei *Eucalyptus pulverulenta* Sims. etwas näher folgen. In „Eucalyptographia" VIII. dec. (1882) charakterisiert er das Laub der *E. pulverulenta* Sims. (Fig. 26 *D*) wie folgt: „Blätter alle sitzend und gegenständig, von herzförmig, kreisförmig bis eiförmig, gewöhnlich etwas rhomboid oder lanceolar, am Grunde umfassend; so wie die Zweige, Blütenstiele und Kelche weißlich überlaufen". Weiterhin fährt er fort: „In der Diagnose und der Abbildung habe ich einen Eucalyptus nicht berücksichtigt, dessen Blätter an älteren Bäumen verlängert-lanceolar werden, sich der Spitze zu stark verschmälern und sogar etwas sichelförmig werden, wenn auch ihre Basis gerundet und ihr Stiel sehr kurz bleibt; zudem werden im erwachsenen Zustand einige der oberen Blätter wechselständig oder zerstreut. Diese besondere Form wurde von Mr. A. W. Howitt in Ober-Gippsland und von Mr. C. Falck bei dem Ovens River gesammelt. Wir haben jede Ursache zu der Annahme, daß sie nur ein Stadium von *E. pulverulenta* darstellt und einen Übergang zu *E. Stuartiana* bildet. Ja, ich habe überhaupt die *E. pulverulenta* nur mit einem gewissen Widerstreben in das vorliegende Werk aufgenommen, aus dem alle zweifelhaften Arten bisher und in Zukunft streng ausgeschlossen werden . . . . Wie schon bemerkt, ist *Eucalyptus pulverulenta* von *E. Stuartiana* nur in ihrer Belaubung zu unterscheiden, wobei sie zu ihr in dem selben Verhältnis steht, wie *E. Risdoni* zu *E. amygdalina*, wie *E. melanophloia* zu *E. crebra* und wie *E. dealbata* zu *E. viminalis*. Welche physischen Ursachen im Spiele sind, diese auffallenden lokalen Abweichungen hervorzubringen, ist bis jetzt noch nicht festgestellt worden".

Mit diesen Angaben hat F. v. Müller unabweisbar festgestellt, daß von einer einzigen *Eucalyptus*-Art eine vegetativ „infantile" und eine vegetativ „erwachsene" Form bestehen, und jede von beiden durch Blütenreife zu einem vollkommen geschlossenen Lebens-Cyklus gelangen kann.

Von vornherein ist es unwahrscheinlich, daß die Geltung dieser Beziehungen auf den Bereich eines gegenwärtig als „Art" umschreibbaren Typus beschränkt sein sollte. Vielmehr werden sie ebenso in der Vergangenheit in Kraft gewesen sein, werden Einfluß auf die Phylogenie gewonnen haben und daher heutzutage auch in verwandtschaftlich minder eng verketteten Verbänden

noch zum Ausdruck kommen. In der That besteht viel Grund zu der Vermutung, daß oft in den Jugendformen das Band liegt, welches auch für anscheinend entferntere Species von Eucalyptus den phylogenetischen Anschluß aufzeigt.

### *Eucalyptus peltata.*

*Eucalyptus peltata* Benth. ist ein erstes Beispiel. Diese Art des nordöstlichen Binnenlands, im Gebiet des Burdekin-, Lynd-, und Gilbert-Flusses zu Hause, ist die einzige Species der umfangreichen Gattung, welche noch im erwachsenen Zustand Blätter mit suprabasaler Anfügung des Blattstieles besitzt. Im übrigen zeigt sie in vielen ihrer Merkmale — namentlich in der so wichtigen Gestalt der Früchte — eine bedeutende Annäherung an *E. latifolia.* Es ist mehr als wahrscheinlich, daß die zwei „Arten“ in enger Beziehung stehen. In der That gehören sie auch nach ihrer Verbreitung beide dem selben Florendistrict Nordost-Australiens an. Leider ist die Ontogenie von *E. latifolia* noch nicht völlig bekannt: ich habe von der Jugendform des Laubes nirgends eine Beschreibung finden können. Im allgemeinen aber ist die suprabasale Insertion des Blattstieles — das peltate Blatt — bei *Eucalyptus* ein Merkmal der Jugendform, das ich z. B. bei *E. calophylla* und *E. erythrocorys* in überraschender Vollkommenheit ausgebildet sah.

### *Eucalyptus cordata.*

Ein weiterer Fall wird von F. v. Müller unter *Eucalyptus cordata* angeführt. Diese auf Tasmanien heimische Art bleibt meist strauchig; sie gehört zu den Species mit sitzenden, gegenständigen, herz- bis kreisförmig gestalteten Blättern mit gekerbtem Rande, besitzt also ausgesprochen infantile Merkmale in der vegetativen Sphäre. „Gekerbte Blätter“, sagt F. v. Müller (Eucalyptographia VIII. dec.), „kommen auch vor bei *E. urnigera*, und, so seltsam es erscheinen mag, mit dieser Art steht *E. cordata* in nächster Verwandtschaft. Zwar hat das erwachsene Stadium von *E. urnigera* abwechselnde, lang gestielte, dunkelgrüne und lanzettlich-sichelförmige Blätter, verlängerte und am Grunde mehr verschmälerte Kelche an deutlichen Stielchen, größeres Operculum und urnenförmige Früchte mit tief eingesunkenen Klappen. Aber Mr. Stephens hat am Old Man's Head, einem subalpinen Berge bei Lake Crescent, Bäume aufgefunden, die allem Anschein nach einen vollständigen Übergang herstellen von *E. urnigera* zu *E. cordata.* Außerdem

schickte Aug. Oldfield vor vielen Jahren aus den mittleren Regionen des Mount Wellington sterile Exemplare des Jugendstadiums von *E. urnigera*, deren untere Adventivschösse man im Laube auf keine Weise von *E. cordata* unterscheiden kann und die z. T. auch bereift erscheinen. Auf dem Mount Wellington sammelte ich ein Stadium von *E. urnigera*, dessen Blätter sämtlich fast oval und dessen Früchte einfach abgestutzt-ovoid waren."

### *Eucalyptus tetragona.*

Von den Species mit infantilen Merkmalen ist *Eucalyptus tetragona* (R. Br.) F. v. M. eine der auffallendsten, wenn sie typisch ausgebildet ist. Ich habe diesen Strauch im südöstlichen Teile der Südwest-Provinz Australiens vom Stirling Range bis gegen Esperance Bay häufig auf sandigen Heiden beobachtet. Man macht sich den besten Eindruck von seiner Erscheinung, wenn man sich der Jugendformen von *Eucalyptus globulus* erinnert, die in den Gärten so gewöhnlich sind: die Äste auffallend stark vierkantig, weiß oder bläulich weiß bereift; die Blätter (Fig. 27 A) gegenständig, von dicker Consistenz, eilanzettlich bis eiförmig oder selten kreisförmig, ebenfalls stark glauk überzogen.

Die Art gehört nach Frucht und Blüte zu der sehr kleinen Gruppe der *Eudesmieae* (Bentham, Flor. Austr. III 258) und steht dort in unzweifelhaft naher Beziehung zu *E. eudesmioides* F. v. M. (Fig. 27). Nichts ist bezeichnender für die ungemein innige Verwandtschaft beider Arten, als die wechselnde Umgrenzung ihres Formenkreises bei den verschiedenen Autoren. Nach F. v. Müller (Eucalyptographia VI. dec.) unterscheidet sich *Eucalyptus eudesmioides* durch abwechselnde, viel schmälere Blätter, Fehlen des weißen wächsernen Überzuges, weniger oder gar nicht abgeflachte Blütenstiele, kleinere Blüten und Früchte. „Eine großfrüchtige Form dieser Pflanze von Esperance Bay," — so fährt F. v. Müller fort — „welche in der Flora Australiensis" (von Bentham) „zu *E. tetragona* gestellt ist, scheint den Übergang zwischen beiden herzustellen: sie hat keinen weißlichen Reif und stellt vielleicht das erwachsene Stadium der Art dar." Damit giebt F. v. Müller also zu, daß eine von ihm zu *E. eudesmioides* gerechnete Art vielleicht das erwachsene Stadium der *E. tetragona* ist. Nach Einsicht eines der fraglichen Pflanze ähnlichen Exemplares (bei Israelite Bay gesammelt von Miss Brooke) kann ich mich dem nur anschließen. Diese Pflanze ist in der Frucht noch ganz

*E. tetragona*, aber die Blätter sind schon z. T. wechselständig, schmäler, nicht bereift, die Blüten kleiner: — also ein deutlicher Übergang zu *E. eudesmioides*, dessen typische Form — etwa 900 km weiter nördlich gesammelt — auf Fig. 27 *D* erscheint.

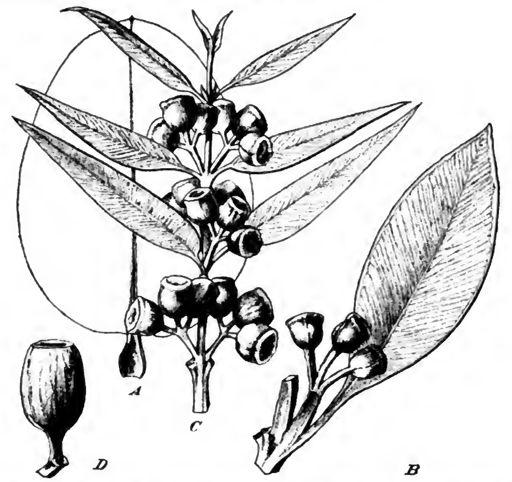



Fig. 27. ***Eucalyptus eudesmioides*** und ***tetragona***: *A* Blatt der *Eucalyptus tetragona* (R. Br.) F. v. M., vom Stirling Range, leg. F. v. MÜLLER. — *B* Blühender Zweig der *Eucalyptus tetragona* var. von Israelite Bay, leg. BROOKE, *C* Frucht davon. — *D* Blühender Zweig der *Eucalyptus eudesmioides* F. v. M., vom Greenough River, leg. DIELS n. 3035.
Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

## Allgemeines bei *Eucalyptus*.

Die S. 89 ff geschilderten Fälle erweitern die Geltung des eingangs entwickelten Zusammenhanges zwischen Jugendformen und Blütenreife. Aber die Grenzen seines Bereiches sind auch damit noch nicht erreicht.

Wir bahnen uns dazu den Weg, wenn wir nochmals die Merkmale des Primärstadiums bei den heteroblastischen Eucalypten

festzulegen suchen. Da scheinen folgende Eigenschaften wesentlich zu sein oder wenigstens bei den Jugendformen besonders häufig hervorzutreten:

1. Blätter gegenständig, paarweise verwachsen oder sitzend oder kurz gestielt, die Spreite oft mit herzförmigem Grunde, zuweilen sogar suprabasal dem Blattstiele (schildförmig) aufgesetzt.

2. (Oft) alle Teile mit weißlichem oder glaukem Wachsüberzug bereift.

3. (Häufig) die Achsen und Blätter mit borstiger Behaarung versehen.

Wir finden, daß eine Reihe von Arten bei *Eucalyptus* sowohl während des (vegetativen) Jugendstadiums als in dem (vegetativen) Endstadium Blüten trägt. Daher entstehen je zwei generativ identische Parallel-Formen, wie sie auf S. 90, 91 nachgewiesen wurden. In anderen Fällen ließ sich das Dasein derartiger Species-Paare wenigstens wahrscheinlich machen (S. 93, 94).

*Eucalyptus* aber enthält noch andere Vorkommnisse. Es giebt infantil beblätterte, normal blühende Arten, für die wir bis jetzt keine Doppelgänger mit maturer Belaubung kennen. Ich erwähne drei der markantesten Beispiele.

1. *Eucalyptus gamophylla* F. v. M.

Blätter alle gegenständig und breit verwachsen, oft herzförmig, gleichhälftig, von weißlichgrauer Farbe. — Eine stets strauchige Art, die das dürre Nordwest-Viertel Australiens bewohnt und dort vom Hammersley Range südostwärts bis zum oberen Finke-River reicht.

Die Verwandtschaft dieser Art ist zweifelhaft.

2. *Eucalyptus setosa* Schau. und *E. ferruginea* Schau.

Blätter alle gegenständig, sitzend, herzförmig, stumpflich oder auch spitz. Die Äste und Inflorescenz-Achsen mit rostbraunem Filz versehen oder borstig-behaart. — Kleine Bäume, die im tropischen Nordosten Australiens südwärts bis zum 20. Grade reichen.

Beide Arten erinnern etwas an *Angophora* (s. S. 97) und sind verwandt mit folgender Species.

3. *Eucalyptus perfoliata* R. Br.

Blätter alle gegenständig, paarweise verwachsen, glauk. — Ein ansehnlicher Strauch des dürren tropischen Nordwestens von Australien.

4. *Eucalyptus macrocarpa* Hook.

Völlig blauweiß bereift. Blätter alle gegenständig, sitzend, mit herzförmigem Grunde. Blüten einzeln sitzend, sehr groß. — Bizarrer Strauch von ansehnlicher Größe, im Binnenlande von Südwest-Australien, wo er auf kiesig-sandigen Heiden der Regenzone von etwa 40 cm vorkommt.

Die einzige nahe Verwandte dieser Art ist die „matur" belaubte *E. pyriformis* Turcz., die in noch dürreren Gegenden vorkommt. Von dieser giebt es Formen, die in manchen Merkmalen von der typischen *E. pyriformis* abweichen und zwar in der Richtung gegen *E. macrocarpa* hin. Die einen haben einige gegenständige Blätter; andere zeigen weiße Bereifung wenigstens in den Inflorescenzen; die (gewöhnlich sehr deutlichen) Blütenstielchen fehlen zuweilen. Kurz, man sieht, *E. pyriformis* und *E. macrocarpa* sind Geschwister mit helikomorphen Unterschieden in der vegetativen Sphaere.

5. Endlich sei noch der Gattung *Angophora* gedacht, bei der namentlich *A. cordifolia* (Pers.) Cav. und *A. subvelutina* F. v. M. durch die borstige Behaarung und die gegenständigen, fast sitzenden, am Grunde herzförmigen Blätter an die Primärformen gewisser Eucalypten erinnern oder solche Species wie *E. setosa* Schau. (s. S. 96) in ihrer vegetativen Ausstattung wiederholen.

Diesen Fällen schließen sich manche andere weniger auffällig ausgeprägte an. Es ist zu beachten, daß nicht alle Eucalypten so heteroblastisch sind, wie die bisher erörterten Arten. Viele giebt es, deren Jugendlaub nur durch größeres Ausmaß und breitere, weniger sichelförmige Spreiten abweichen. Derartige Jugendformen werden sich ähnlich verhalten, wie die der extrem heteroblastischen. Es kann also nicht überraschen, unter den normal blühenden Species wiederum solche zu finden, die durch breite und große Blätter einen juvenilen Eindruck machen. Von den Arten, die ich selbst beobachtete, denke ich dabei besonders an *Eucalyptus Preissiana* Schau. oder *E. grossa* F. v. M. Beide bewohnen edaphisch trockene Örtlichkeiten des südwestlichen Australiens in den dürreren Inland-Zonen. Ihr äußerlich infantiles Laub ist anatomisch derb und xeromorph gebaut.

Überall bei *Eucalyptus* offenbaren sich also enge Beziehungen zwischen Jugendformen und Blütenreife. Es wird für die in

Australien lebenden Fachgenossen eine sehr dankbare Aufgabe sein, durch Beobachtung im Felde und in der Cultur weitere Einzelheiten dieser Zusammenhänge aufzudecken.

Dabei wird sich auch ihre Bedingtheit näher ergründen lassen. Gegenwärtig wissen wir davon noch wenig. Doch scheint wenigstens eine Tatsache empirisch sich zu ergeben: die infantil belaubten Formen mit Blüten treten besonders zahlreich in Gebieten auf, wo das umgebende Medium sich von dem Optimum der Gattung beträchtlich entfernt. Die kühleren Lagen Tasmaniens sind reich daran. Auch die dürren Flächen der nordaustralischen Sandstein-Tafel besitzen solche Species. Und endlich finden sie sich in Südwest-Australien auf den trockenen Heiden, welche die Binnen-Grenze des Winterregen-Gebietes begleiten.

### Cactaceae.

Sehr viele Cactaceen sind in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht noch wenig erforscht. Wenn aber ihre Ontogenien besser bekannt sein werden, als heute, dürfen unsere Fragen mancherlei Förderung erwarten. Alles spricht für die Jugend dieser Familie, deren Formen noch heute wie in unruhigem Flusse treiben.

Zur Klärung ihrer verwirrenden Mannigfaltigkeit hat Goebel schon die Keimungsgeschichte in umfassendem Masse benutzt. Es sei für alle Einzelheiten auf seine „Pflanzenbiologischen Schilderungen“ I (1889) 67 ff. verwiesen. Dort wird gezeigt, „daß die große Mannigfaltigkeit in der äußeren Gestaltung den Cacteen sich zurückführen läßt auf wenige, ja man kann sagen eine einzige Grundform, aus welcher durch stärkeres Wachstum bestimmter Teile, Verkümmerung anderer, alles übrige sich ableiten läßt“.

Für unsere Zwecke müßten wir an specielle Fälle anknüpfen; doch habe ich keinen genügenden Einblick in das Gefüge der Cacteen, um selbst eine treffende Auswahl vorzunehmen. Ich führe deshalb nur das einleuchtende Beispiel des *Phyllocactus phyllanthoides* an, wie es Goebel geschildert hat (vgl. auch in Organographie 147). Die Keimpflanze hat vier- oder fünfkantige, mit Dornenbüscheln besetzte Sproßachsen, „die ganz aussehen wie ein *Cereus*“. Später bleiben zwei der Kanten zurück, die Achse flacht sich ab, „und wir haben aus der *Cereus*-Form die scheinbar weit abweichende *Phyllocactus*-Form hervorgehen lassen“. Doch kommt es nicht selten zu Rückschlags-Sprossen, die wiederum mehrkantig sind (vgl. Goebel

in Pflanzenbiol. Schild. I 54). Bei *Cereus* bleibt nun die Vierkantigkeit der Sprossen stets erhalten. In der Blütenbildung besteht teilweise vollkommene Übereinstimmung, sodaß also *Cereus* und *Phyllocactus* wiederum nur als helikomorphe Ausprägungen eines einzigen Typus betrachtet werden könnten.

### *Liliaceae — Aloinae.*

Dem gründlichen Kenner der *Liliaceae-Aloinae*, Herrn A. BERGER-La Mortola, verdanke ich über die Heteroblastie in dieser Gruppe wertvolle Mitteilungen. „Die zweizeilige Blattstellung," schreibt er mir auf meine Anfragen, „ist allen Sämlingspflanzen der Aloineen gemeinsam. . . . Einige behalten sie stets, so z. B. die *Aloë* meiner Gruppe *Micracanthae* und einige *Gasteria*. *Haworthia*, *Apicra*, *Chamaealoë*, *Kniphofia* etc. haben die Blätter in mehr als zwei Reihen.

Bei diesen letzteren werden dadurch die zweizeiligen Jugendformen recht auffällig. Die Blätter solcher jugendlicher Pflanzen weichen oft beträchtlich von denen der ausgewachsenen ab. *Agave Consideranti* (= *A. Victoriae-reginae*) z. B. hat ungezähnte Blätter; die zweizeiligen Sämlinge aber sind kaum zu erkennen, sie haben schmale, rinnige Blätter, deren Ränder deutliche, ziemlich große Stacheln tragen. Mit etwa dem sechsten bis siebenten Blatt setzt die Spirale ein und die Blätter verlieren die Stacheln. *Aloë*-Arten verhalten sich ebenso, z. B. *Aloë striata*, *A. Peacockii*, *A. percrassa*, *A. ferox*, *A. dichotoma* etc. etc., von denen ich in hiesigen Gärten viele Hunderte von Sämlingen sah."

„Bei diesen *Aloë* sind die Unterschiede nicht weiter große. Auffälliger aber ist das bei den Gasterien mit spiraler Blattstellung." „Diese (spiraligen) Gasterien haben die Blätter im Querschnitt dreiseitig, indem der eine Rand verdickt wird. Die Jugendformen, die an den meisten Arten als Seitenschösslinge oft sehr zahlreich auftreten, haben zweizeilige Blattstellung mit zweischneidigen Blättern, ganz so wie Sämlinge der selben Pflanze. Blattstellung und Blattform hängen unbedingt zusammen, denn sobald nach einiger Zeit Blätter auftreten mit einseitig verdickten Rändern, wird die Blattstellung eine spiralige, bis die Form der erwachsenen Pflanze mit den charakteristischen Blättern erreicht ist." „Von einer solchen spiraligen Art (*Gasteria acinacifolia*) habe ich dieses Frühjahr (1905) ein junges zweizeiliges Individuum blühend beobachtet." (Von mir gesperrt, Verf.)

„Auch können Gasterien, die zeitlebens zweizeilig bleiben, bereits blühen, bevor die Blätter alle die Charaktere erwachsener Blätter haben. Auch hier haben junge Individuen zweischneidige Blätter, die ausgewachsenen aber häufig etwas gekantete Ränder."

Es ergeben sich als Resultate der mitgeteilten Beobachtungen:

1. Innerhalb der Gruppe der *Liliaceae-Aloinae* zeigt sich die Gestaltung der Ontogenie in verschiedener Abstufung.

2. Fast homoblastisch ist sie bei den Arten mit zeitlebens zweizeiliger Beblätterung. Diese kommen oft zur Blüte schon bevor das Laub die endgiltige Form erreicht.

3. Heteroblastisch ist sie bei den Arten, welche nur im Jugendstadium zweizeilige, im Folgestadium spiralige Beblätterung zeigen. Bei diesen kommen zuweilen schon die Jugendformen zur Blüte, meist aber erst die Folgeformen.

4. Es stehen also die Jugendformen der stark heteroblastischen Gruppe den Folgeformen der fast homoblastischen nahe. Beide können schon in der Jugendform zur Blütenreife gelangen.

## **Hepaticae** (Fig. 28).

Einige Vorkommen innerhalb der Lebermoose haben ein historisches Interesse. Denn die Verhältnisse bei *Metzgeriopsis pusilla* bildeten für Goebel einen der Ausgangspunkte für seine grundlegenden Untersuchungen der Jugendformen (in Flora LXXII [1889] S. 2). Er erwähnt dort für die akrogynen Jungermanniaceae eine Reihe von Fällen, „in denen die beblätterte Pflanze, welche die Geschlechtsorgane trägt, als Anhängsel des Vorkeims erscheint" und charakterisiert sie folgendermaßen (l. c. S. 14):

„1. *Lejeunia Metzgeriopsis* Goebel (*Metzgeriopsis pusilla*). — Fig. 28 *A, B*. In Java auf Blättern von *Ophioglossum pendulum*. Metzgeria ähnlicher, reich verzweigter Thallus, welcher sich durch Brutknospen fortpflanzt; die beblätterten Pflanzen als kleine, die Geschlechtsorgane tragende Knospen aus den Scheitelzellen der Thallusäste entspringend."

2. *Cephalozia (Protocephalozia) ephemeroides* Spruce. — Fig. 28 *C*. In den Wäldern am Rio Negro. Aus einem, dem Protonema von *Ephemerum* ähnlichen, also aus verzweigten Fäden bestehenden Vorkeime, entstehen beblätterte Knospen, welche die Geschlechtsorgane

hervorbringen, ein rein vegetatives Wachstum aber, wie es scheint, nicht haben.

Eine dritte äußerlich ähnliche Pflanze, *Cephalozia (Pteropsiella) frondiformis* Spruce, welche ihr Entdecker gleichfalls als thalloses Lebermoos auffassen wollte, hat sich später als eine foliose Form mit eigentümlichen Reductions-Erscheinungen herausgestellt. (Vgl.

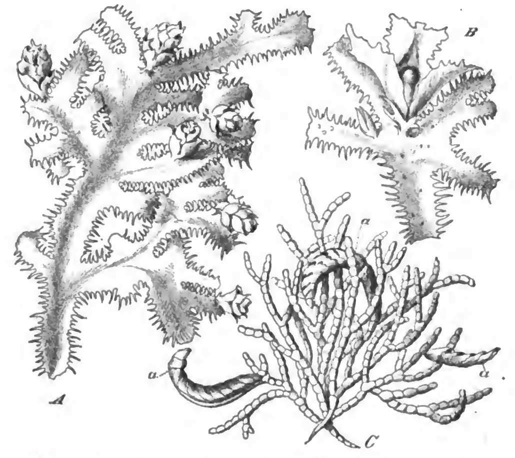



Fig. 28. *Hepaticae* mit infantil gestalteten Vegetationsorganen *A—B Lejeunia Metzgeriopsis* Goebel. *A* ♂ Pflanze. *B* Stück der ♀ Pflanze. — *C Protocephalozia ephemeroides* (Spr.) Schiffn. ♂ Pflanze. (*A—B* nach Goebel bezw. Schiffner, *C* nach Spruce.)

Goebel in Flora LXXVII (1893) 82; Schiffner in Oest. Bot. Zschr. XLIII (1893) 158.)

Sehr klar schildert Goebel nochmals das Verhalten von *Metzgeriopsis pusilla* in „Organographie“ S. 332, und faßt zusammen: „Der Thallus ist nichts als ein entwickelter Vorkeim, der hier aber den eigentlichen Vegetationskörper darstellt, während er sonst nur ein rasch vorübergehendes Entwickelungsstadium ist.“

### *Musci.*

Helikomorphe Verhältnisse bei den Moosen haben durch Goebel mehrmals Erwähnung und teilweise eingehendere Erörterung erfahren. Er hat *Buxbaumia*, die „einfachste Form der Moose" uns näher gebracht (Flora LVII 92 ff.) und später (Organographie S. 348 ff.) das allmähliche Fortschreiten der Moose von diesem „primitiven Zustand", dargestellt. Bei *Buxbaumia* werden die äußerst kleinen chlorophylllosen ♂ Pflänzchen von dem Protonema ernährt, die ♀ sind etwas höher entwickelt. Jedenfalls erscheint bei *Buxbaumia* das Protomena unmittelbar als Erzeuger der Geschlechtsorgane. „Wenig höher entwickelt als bei *Buxbaumia* sind die Moospflänzchen bei einigen Phascaceen, bei denen das Protonema offenbar perenniert, die Moospflanzen dagegen nur als Träger der Sexualorgane dienen. — Die Blätter bestehen bei den einfachsten Laubmoosen nur aus einer Zellschicht; sie können zwar, da sie chlorophyllhaltig sind, als Assimilationsorgane dienen, im wesentlichen sind sie aber zunächst doch nur Hüllen der Sexualorgane". (Organographie 351.)

### *Utricularia* Ser. *Limosae.*

Die Aufhellung der überaus merkwürdigen Gestaltungs-Verhältnisse von *Utricularia* verdanken wir ebenfalls Goebel. Er hat durch entwicklungsgeschichtlichen Vergleich und Betrachtung der Keimung den Ausgangspunkt gefunden, die Entwickelungs-Bahnen dieser Gattung zu verfolgen (vgl. Organographie S. 444 ff.). Die Keimpflanzen, soweit sie untersucht sind, tragen an der Hauptachse einige pfriemliche Blätter mit langdauerndem Spitzenwachstum. Bei einigen finden sich auch Schläuche und zwar, als umgebildete ganze Blätter, gleichfalls an der Hauptachse. „Auch die an den Keimpflanzen entstehenden Ausläufer gleichen zunächst den (blatthomologen) Blätterwurzeln, um sich erst später in sonderbarer Weise zu verzweigen".

Diesen primitiven Aufbau bewahren manche der terrestrisch lebenden Arten von *Utricularia* sowie die (kaum abzutrennende) Gattung *Polypompholyx* ihr ganzes Leben lang. Goebel hat die Organisation dieser Formen an *U. Hookeri* geschildert und eine klare Abbildung davon gegeben. Ich selbst habe *Utricularia Hookeri* und die (organographisch gleichartigen) Species von *Polypompholyx* in Südwest-Australien an mehreren Orten beobachtet. Es sind zarte

Kräuter, oft von winziger Statur, nur einige Centimeter hoch, bisweilen aber auch höhere Schäfte treibend. Abgesehen von den zur Inflorescenz gehörigen Phyllomen trägt ihre radiäre Achse nur am Grunde zusammengedrängt dreierlei Organe, und zwar von unten nach oben „Blattwurzeln“, dann „gestielte“ Schläuche und endlich einige linealische oder pfriemliche Laubblätter. Alle drei sind homolog, nichts wie umgebildete Blätter (vgl. Goebel in Organographie S. 444 f.).

Diese Organisation entspricht also ganz dem Primär-Stadium der höher differenzierten Utricularien. Sie kommt wahrscheinlich sämtlichen Arten der Gruppe *Limosae* Benth. zu, welche in Australien heimisch sind. Der Fall ist ein genaues Seitenstück zu *Phylloglossum* in seinem Verhältnis zu *Lycopodium* (S. 104). Deshalb verdient es Beachtung, daß im südwestlichen Australien jene primitiven Utricularien öfters am selben Orte mit *Phylloglossum* zusammentreffen und in gleicher Formation mit ihm wachsen. Nicht weit vom Swan River z. B. beobachtete ich beide Gattungen auf schwerem Tonboden des Alluviums, in einer Genossenschaft von Zwergkräutern, die fast sämtlich durch die starke Einschränkung ihres vegetativen Körpers ausgezeichnet sind.[1]) Diese Bedingungen des Daseins warnen uns vor einseitiger Wertung jener Gebilde: es ist nicht notwendig, in ihnen phyletisch primitive Relicte zu sehen, sie lassen sich mit gleichem Rechte als Epharmosen betrachten.

### *Lycopodiaceae* (Fig. 29).

Treubs Untersuchungen der Entwickelung von *Lycopodium* (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1884—1889) sind so bekannt, daß es genügt, aus ihren Ergebnissen kurz das zusammenzufassen, was für unsere Fragen von Wichtigkeit ist. Es handelt sich vor allem um den Typus des *Lycopodium cernuum* (Fig. 29 *A*). Dort bildet der Embryo an seiner basalen Seite das Protocorm, an seinem oberen Ende das cylindrische Keimblatt. Sehr bald entstehen neben diesem Keimblatt andere Blätter von ähnlicher Gestalt, welche als Primärblätter zu bezeichnen sind. Später erst erfolgt die exogene Differenziation der Wurzel und die Bildung der Achse mit den Folgeblättern. Diese Achse erreicht bekanntlich Meterlänge, verästelt sich reichlich und ist dicht mit Blättern besetzt.

Bald nach Publication der Treubschen Darstellung haben Bower (in Philos. Transact. Roy. Soc. 1885 p. 676) und Bertrand

[1]) Vgl. Diels, Die Pflanzenwelt von West-Australien, S. 255.

(in Arch. botan. du Nord de la France 1885) auf die Beziehungen dieser Ontogenie zu *Phylloglossum* hingewiesen. Das Protocorm des infantilen *Lycopodium cernuum* und die Knollen des *Phylloglossum* sind offenbar homolog; ihre Vermehrung geht auf gleiche Art vor sich. Bei beiden Pflanzen sind die Wurzeln (r in Fig. 29 *B*) rein exogenen Ursprungs. So erklären Bower und Bertrand — unabhängig von einander, und doch in beinahe wörtlicher Übereinstimmung — den Sporophyten von *Phylloglossum* (Fig. 29 *B*) als eine „permanent embryonische Form“ von Lycopodium. Treub (in

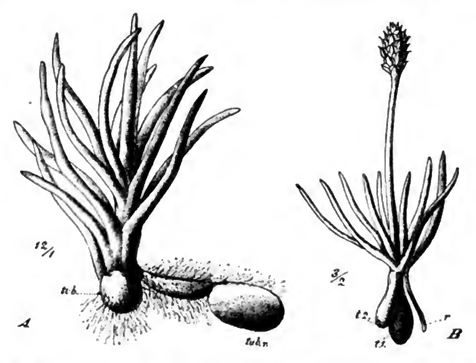


Fig. 29. Beziehungen von *Lycopodium* und *Phylloglossum: A Lycopodium cernuum*, Protocorm mit zahlreichen Blättern, seitlich mit Wurzel, welche ein Vermehrungs-Protocorm abschnürt (nach Treub). — *B* Fertile Pflanze von *Phylloglossum Drummondii* Kze. (nach Pritzel).

Ann. Jard. Buitenz. VIII [1890]) schloß sich nach nochmalig eingehendster Untersuchung ihren Deductionen an: „Ich brauche kaum zu sagen“, resümiert er l. c. p. 33, „daß für mich die Knöllchen von *Phylloglossum Drummondii* nichts anderes als Protocorme sind, die noch gegenwärtig eine beträchtliche Rolle spielen. Das Vermehrungs-Protocorm von *Phylloglossum* ist ein sehr viel specialisierteres Organ geworden als bei den Lycopodien.“ Die Deutung des ganzen Verhältnisses jedoch will Treub umkehren. Er sieht (l. c. p. 34) *Phylloglossum* nicht als die „Wiederholung eines embryonalen

Zustandes von *Lycopodium*“ an, sondern erklärt „vielmehr die jungen *Lycopodium cernuum, inundatum* und *salakense* als Wiederholungen von *Phylloglossum*“.

Meiner Auffassung nach handelt es sich überhaupt nicht um Wiederholungen. Wir haben eine potentiell einheitliche Lycopodiaceen-Ontogenie, deren tatsächliche Verschiedenheiten auf epharmonischen Vorgängen beruhen. Eine Specialisierung des infantilen Stadiums und sein Fertilwerden führten zu *Phylloglossum*. Die oekologischen Bedingungen, unter denen *Phylloglossum* noch heute lebt, machen m. E. diese Annahme unabweisbar.

*Phylloglossum* entspräche also der Jugendform eines *Cernuum*-artigen Lycopodiums, die in ihrer vegetativen Fortbildung gehemmt und zur Sporenbildung veranlaßt worden ist.

### ***Berberis*** (Fig. 30).

Die eigenartigen Primärblätter der Berberitze sind meines Wissens zuerst von Schäffer[1]) abgebildet und beschrieben worden. Bei *Berberis vulgaris* haben sie einen langen dünnen Stiel, welcher sich deutlich absetzt. Mitunter wird die Spreite fast herzförmig. „Auch sind die borstigen Fortsätze der Blattzähne relativ groß.“ Alle diese Eigenschaften giebt Fig. 30 *A* wieder; unsere Abbildung wurde angefertigt nach einem Exemplar der reichen Keimpflanzen-Sammlung von A. Winkler, die jetzt dem Berliner Herbarium angehört.

Sehr ähnliche Blattformen finden sich nun bei gewissen Arten der Gattung als Folgeblätter. Das erwähnt bereits C. K. Schneider in seiner Übersicht der Gattung (Bull. Herb. Boissier V [1905] 37): „Manche Arten zeigen stets langgestielte, jugendformähnliche Blätter, wie es z. B. bei *Berberis agapatensis* Lechler (Fig. 30 *C*) der Fall zu sein scheint.“

Ein noch viel treffenderes Beispiel als diese bolivianische Species liefert aber die jüngst in Schensi (China) von P. Giraldi entdeckte *Berberis dolichobotrys* Fedde (Englers Botan. Jahrb. XXXVI Beibl. 82 [1905] S. 41) — Fig. 30 *B*. Bei dieser Art entspricht der lange, deutlich abgesetzte Blattstiel, die relativ dünne

---

[1]) C. Schäffer, Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. In Abhandlungen aus dem Gebiet der Naturwissenschaften. Hamburg. XIII (1895). S. 36.

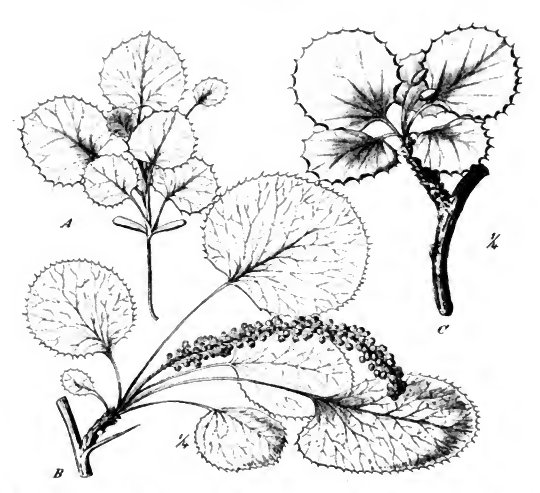



Fig. 30. **Berberis:** *A Berberis vulgaris* L., Sämling, aus Thüringen bei Kösen, Juni 1877, leg. Winkler. — *B* Blühender Kurztrieb der *Berberis dolichobotrys* Fedde aus China, Süd-Schensi, Juni 1894, leg. P. Giraldi n. 49. — *C* Fruchtender Kurztrieb von *Berberis agapatensis* Lechler leg. Bang, Plantae Bolivianae n. 1091. Alle Belege im Botan. Museum zu Berlin.

Laubfläche, die Form der Spreite und sogar die sehr ausgeprägte Borsten-Zähnung durchaus der „Jugendform" unserer gewöhnlichen Berberitze.

### *Plagianthus betulinus* und *Sophora tetraptera.*

Sehr merkwürdige Helikomorphien hat Cockayne (Transact. N. Zeal. Inst. XXXIII [1900] 273) von *Plagianthus betulinus* A. Cunn. (Malvac.) und von *Sophora tetraptera* Ait. (Legumin.) beschrieben. Bei beiden zeigt die Primärform orthotropen Wuchs und mittelgroße Blätter. Darauf folgt ein eigentümliches Stadium von „semi-shrubby habit": die Achsen sind verlängert, flexuos, häufig in

einander verworren und oft abwärts geneigt; die Blätter erscheinen stark reduciert an Größe. Die Endform endlich ist wieder orthotrop, baumartig, die Blätter kehren in Form und Größe wieder zu denen des Primärstadiums zurück.

Bei *Plagianthus betulinus* fehlt nun sonderbarerweise das Mittelstadium auf den Chatam-Inseln. Die dort lebende Form der Art unterscheidet sich durch diesen Defekt scharf von dem Typus des eigentlichen Neuseelands.

„Aber die erste Sämling-Form der Chatam Island- und der Neuseeland-Pflanze sind sehr ähnlich, und man kann sich wohl vorstellen, daß eine mit der Chatam-Insel-Form ungefähr identische Pflanze die Ahnform der neuseeländischen war.

Die selbe Beweisführung trifft auf *Sophora tetraptera* Ait. (im weitesten Sinne) zu; nur daß diese Leguminose sich noch lehrreicher verhält. Denn eine Varietät dieser Art geht nicht allein durch drei Formen im Laufe ihrer Entwickelung, von denen jede habituell der entsprechenden Phase von *Plagianthus betulinus* gleicht, sondern in gewissen trockenen Berggegenden der Südinsel macht die mittlere „Halb-Strauchform" — oder ich möchte sie die xerophile Form nennen — keinen weiteren Wandel durch, und wird von manchen Botanikern als besondere Art betrachtet: *Sophora prostrata* Buchanan (abgebildet in Kirk, Forest Flor. N. Zeal. pl. 52).

---

Die letztbehandelten Fälle bilden eine zweifellos heterogene Gruppe. Aus rein praktischer Rücksicht habe ich darin alle Vorkommnisse vereinigt, bei denen ein näherer Einblick in das Wesen der Primär-Gestaltung noch fehlt.

Zwar ließen sich für die *Bryophyten* (S. 100), für *Phylloglossum* (S. 104) und *Utricularia* (S. 102) einige Parallelen zu den gewöhnlichen Hemmungs-Bildungen anführen. Doch ist die wahre Beschaffenheit der Primärstadien auch dort in ihrem Wesen so zweifelhaft, daß mir eine getrennte Betrachtung erwünscht schien.

Bei den übrigen Beispielen handelt es sich um Gestaltungen, die eine mehr oder minder beträchtliche Selbständigkeit des Primärstadiums verraten. Der Verzweigungsmodus ist eigentümlich (*Sophora*, S. 106). Oder die Blattstellung folgt eigenen Gesetzen (*Gasteria*, S. 99; *Eucalyptus*, S. 96). Besondere Behaarungsformen treten auf (*Eucalyptus*, S. 96). Tiefliegende Wachstums-Qualitäten

offenbaren sich an Sprossen (Cactaceen, S. 108) und am Blatte (*Eucalyptus*, S. 96). Die Blatt-Gestaltung bewegt sich in ganz autonomen Bahnen (*Eucalyptus*, S. 96 und *Berberis*, S. 105).

Alle diese Jugendformen entziehen sich noch dem Verständnis. Jedenfalls aber beruhen sie auf anderen Zusammenhängen, als die einfachen Hemmungs-Bildungen. Sie sind wesentlich davon verschieden. Trotzdem ändert sich nichts in ihren Beziehungen zur generativen Sphaere. Auch für diese letzte Kategorie gilt die Freiheit jener Beziehungen, auch für sie bleibt der Satz bestehen: „das Verhältnis der vegetativen Formen-Skala und der Blütenreife ist an sich verschiebbar“.

Wodurch dies Verhältnis im speciellen geregelt wird, darüber haben wir hier nicht viel mehr als vage Vorstellungen. Es läßt sich zwar bei *Utricularia* und *Phylloglossum* das Eingreifen klimatischer und edaphischer Momente wohl nicht verkennen (S. 103); auch für *Eucalyptus* (S. 96) und *Sophora* (S. 107) deuten die geographischen Umstände auf epharmonische Vorgänge. Aber es fehlt noch ganz an klaren Aufschlüssen, und bei *Gasteria* (S. 100) oder *Berberis* (S. 108) wissen wir überhaupt nichts von der Bedingtheit der Phaenomene.

## IV. Die phylogenetische Bedeutung der Helikomorphie.

Nach Erreichung eines gewissen Minimums von vegetativer Vorbereitung kann die Blütenreife in sehr verschiedenen Phasen der Entwickelung eintreten und den Abschluß der vegetativen Entfaltung herbeiführen.

Wenn dies innerhalb heteroblastischer Arten oder Gattungen geschieht, so ergiebt sich eine entsprechende Verschiedenheit des morphologischen Gesamtbildes bei den einzelnen Formen. Wir bewerten sie als individuelle Variationen, wenn Beobachtung oder Versuch den Zusammenhang mit der „Normalen“ beweist. So bei *Limosella* (S. 32). Wir nennen sie Arten, wenn solche Erfahrungen fehlen. Offenbar aber sind diese Maßstäbe zufällig. Sehr deutlich wird man sich dessen bewußt z. B. bei *Campanula rotundifolia*. Von ihrer blühenden Schattenform (S. 88) sagt Goebel mit Recht, sie würde „in einem anderen Florengebiete und in größerer Zahl

gesammelt, wohl unbedenklich als eine von *Campanula rotundifolia* verschiedene Art betrachtet worden sein". Es unterliegt nicht dem geringsten Zweifel, daß in der Tat viele anerkannte „Arten" zu anderen Species die selbe Beziehung haben wie die Schleissheimer *Campanula* (S. 86) zu der „normalen" Pflanze, daß sie gegenseitig also in dem Verhältnis von helikomorphen Bildungen stehen.

Vielfach erweisen sich derartige Phasen-Formen als Epharmosen. Theoretisch müssen sie als solche sogar häufig entstehen, weil das Verhältnis zwischen vegetativem Wachstum und Fortpflanzung oft so labil ist und weil die exogenen Bedingungen in fortwährendem Wechsel begriffen sind.

In jedem Falle werden diese epharmonischen Phasen-Formen so lange Bestand haben, wie die maßgebenden Bedingungen annähernd ähnlich bleiben. Sie können also unter Umständen von recht langer Dauer sein. Und damit gewinnen sie die Möglichkeit, durch Vererbung fest zu werden, und der anfänglich stricten Abhängigkeit von den exogenen Umständen sich mehr und mehr zu entledigen.

Dieser Fall hat bei vielen derartigen Formen Verwirklichung gefunden. Unsere Cultur-Erfahrungen legen davon Zeugnis ab. Die australischen Acacien bilden auch in unseren Häusern ihre Phyllodien. Von *Eucalyptus Risdoni* (S. 89) habe ich Exemplare gesehen, die aus den Culturen europäischer Gärten stammen und Blütenstände tragen wie in ihrer Heimat.

Die Erblichkeit hat sich auch bei den „saisondimorphen" Arten (S. 40) herausgestellt. Von Wettstein hat *Euphrasia Rostkoriana* und *E. montana* „durch drei Jahre hindurch im Prager botanischen Garten unter ganz gleichen äußeren Bedingungen cultiviert. Die beiden Pflanzen erwiesen sich in all ihren Merkmalen (S. 41), in ihrem ganzen Verhalten als vollkommen constant" (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. XIII (1895) 307). Wenn nun von Wettsteins einleuchtende Annahme über die fixierenden Ursachen dieses Dimorphismus (vgl. l. c. 310) richtig sind, so liegt hier sogar das Erblichsein einer relativ sehr jugendlichen Epharmose vor: denn erst seit dem Bestehen einer Alpenwirtschaft mit geregelter Mahd würden die wirksamen Kräfte in Action sein. Genügt also hier eine phylogenetisch betrachtet doch nur kurze Frist, die Formen erblich zu befestigen, um wie viel mehr wird die eigenschaffende Natur dazu im stande sein, die über so unmeßbar lange Zeitläufte verfügt.

Mit der Erblichkeit gewinnen zahlreiche helikomorphe Bildungen jene Selbständigkeit, die ihrer Nachkommenschaft neue phyletische Wege eröffnet. Sie können ja „Phylembryonen“ [1]) neuer Entwickelungsbahnen werden. Ihre Blattform, in bestimmter Richtung festgelegt, erleidet anderseits epharmonische oder autogene Änderungen, ein neuer Zweig entwickelt sich aus der ehemaligen Phasen-Form des alten Stammes.

Die Pflanzenwelt scheint manche Beispiele dieses Vorganges zu enthalten. Bei *Eucalyptus* finden sich infantil beblätterte Arten, für die wir bis jetzt keine Analogien mit reifer Belaubung kennen (S. 96). Das sind wohl Abzweigungen fixierter Jugendformen. In der selben Verwandtschaft enthält die Gattung *Angophora* (S. 97) manche ausgesprochen jugendliche Merkmale: trotzdem ist sie gegenwärtig ein selbständiger Formen-Complex, der eigene Gliederung erfahren hat. Ähnlich dürfte sich in der Gattung *Utricularia* die Gruppe der *Limosae* in Australien entwickelt haben (S. 102).

Solche Beziehungen werfen ein gewisses Licht auch auf die Gestaltungs-Verhältnisse jener Gattungen, deren Arten in der Ausbildung der Vegetations-Organe auf verschieden hohem Niveau stehen. Man denke an *Bidens* (S. 35) oder an die Meliaceen-Gruppe *Munronia-Turraea* (S. 59). Hier sehen wir in der Ontogenese wie auch innerhalb der Art-Verbände das ungeteilte Blatt neben dem verzweigten auftreten. Das erweckt den Gedanken, eine Species wie *Bidens cernuus* (mit stets ungeteiltem Laube) anzusehen als eine vegetativ fixierte und dann selbständig weiter gebildete Primärform. Ebenso die integrifoliaten *Turraea*-Arten. Auch die Formenketten von Farnen, die als „*Simplices*“ die Reihe der Arten in den systematischen Werken zu eröffnen pflegen, ließen sich in diesem Sinne auffassen. Und gleiches gilt für eine schwer abschätzbare Anzahl von Species bei Familien wie Rosaceen, Aceraceen, Vitaceen, Ranunculaceen, Umbelliferen.

Es ist nicht leicht, diese Vorstellung in jedem Einzelfalle als tatsächlich zutreffend nachzuweisen. Aber eines scheint mir mit Sicherheit aus unseren Befunden sich zu ergeben. Man darf die phyletischen Verbindungen und Progressionen nicht überall an das Endstadium der vegetativen Entwickelung angeknüpft denken. Es können vielmehr von jedem helikomorphen Stadium die Anfänge neuer Phylogenien ausgehen. Wer in den Gebilden der

[1]) Reinke in Pringsheims Jahrb. XXVIII (1895) 50.

Organismenwelt nicht starre Formen sieht, sondern sich ihre Lebendigkeit stets gegenwärtig hält, der wird dieser Möglichkeit sogar ein weites Feld einräumen müssen.

Auf zoologisch-palaeontologischem Gebiet hat z. B. JAEKEL[2]) diese Anschauungsweise lebhaft vertreten. Er läßt morphologische Umgestaltung „nicht durch die Summierung der Qualitäten fertiger Formen entstehen", sondern „leitet sie aus Jugendzuständen ab". Man braucht nicht überall zu folgen, wo JAEKELS Gedanken hinführen, aber man muß ihm zustimmen, wenn er die Ontogenie als einen sehr bedeutenden Factor in der Phylogenie ansieht.

Verbreiteter ist bekanntlich die umgekehrte Anschauung, die sich das „biogenetische Grundgesetz" geschaffen hat. Auch in botanischen Kreisen ist sie unbewußt recht vielfach wirksam. Das liegt zum Teil daran, daß dies „Gesetz" in dem Wesen der Descendenz wurzelt, daß es auf die Notwendigkeit des Zusammenhanges von Vorfahren und Nachkommen gebaut ist, und insofern biologische Axiome darin verkörpert sind. Davon soll hier natürlich nicht die Rede sein. Sondern es handelt sich um seinen sehr viel weiter reichenden Anspruch: an speciellen Gestaltungs-Erscheinungen die Stammes-Geschichte specieller Gruppen aufhellen zu können. Denn auch dieser Anspruch hat bei den Botanikern seine überzeugten Anwälte gefunden. Ihnen gilt die Ontogenie der Blattreihe als Document der Stammesgeschichte. Man kann ihnen die Anerkennung nicht versagen, daß sie diese ihre Ansicht im ganzen maßvoll vertreten haben. Doch bilden sie sich ein, dafür palaeontologische Beweise zu besitzen, und dieser Irrtum muß zurückgewiesen werden.

v. ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN sind bekannt als Vertreter dieser Ansicht. „Wir sehen," sagt KRAŠAN (in Engler's Botan. Jahrb. VIII [1887] 193), „wie die über unermeßliche Zeitperioden sich erstreckende kontinuierliche Entwickelungsreihe der Formen des Eichengeschlechts in der Entwickelungsgeschichte des Individuums vor unseren Augen gleichsam in kompendiöser Kürze sich wiederholt . . . Die Ontogenie ist ein übersichtliches Bild der Phylogenie." KRASSER (in Bot. Centralb. XLVI [(1891] 89) hat zu zeigen geglaubt, daß die cretaceischen Vertreter von *Liriodendron* zweilappige oder undeutlich vierlappige Blätter mit gerundeten Lappen besessen haben, die in dem Primärlaub des heutigen *Liriodendron* ihre Spur

[2]) Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung. Jena 1902. S. 55.

hinterlassen hätten. Allgemeiner zusammenfassend wurde „die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen“ von C. Schäffer dargelegt (Abhandl. a. d. Gebiet d. Naturwiss. Hamburg XIII 1895). Später hat R. T. Jackson unter dem Titel „Localized Stages in Development in Plants and Animals“ (Mem. Boston Soc. Nat. Hist. V 4 (1899) ziemlich gleichartige Ansichten in schematischer Weise vertreten, beiläufig gesagt, ohne sich in die Literatur zu vertiefen; Schäffer's Arbeit ist nicht einmal citiert. Jackson's Grundanschauung wurde kürzlich übrigens auch von amerikanischer Seite als unzulässig erwiesen (G. H. Shull „Stages in the Development of *Sium cicutaefolium*“. Carnegie Instit. Publ. No. 30 [1905]).

In den Schriften der genannten „Biogenetiker“ wird gewöhnlich mit den einfachen Laubgestalten argumentiert, die sowohl in den Primärstadien der jetztweltlichen Formen wie unter den Resten geologisch älterer Floren vorkommen. Diese Beweisführung ist unzulässig. Auf jeder Seite oben haben wir gehört, daß in der Gegenwart vegetativ primitive Formen und complicierte neben einander vorkommen. Das wird früher nicht anders gewesen sein. Wollte man also an das Vorkommen primitiver Laubgestalten im Tertiär biogenetische Speculationen anknüpfen, so wären Fehlschlüsse selbst dann unvermeidlich, wenn die zu Grunde liegenden Bestimmungen der Palaeobotaniker zuverlässig wären. Daß sie das nur selten sind und sein können, wissen wir jetzt zur Genüge. Wo immer jene Identificationen gewissenhaft nachgeprüft wurden, haben sich Willkürlichkeiten und haltlose Annahmen herausgestellt. Kürzlich erst hat die gründliche Untersuchung der Gestaltungs-Verhältnisse der jetztlebenden Eichen und ihrer Bedingtheit [1]) vielen phylogenetischen Deutungen den Boden entzogen. In gleicher Richtung haben die Beobachtungen Shulls an *Sium cicutaefolium* (s. oben) gewirkt.

Oder prüfen wir lieber selbst. Nehmen wir einen der Fälle, die am häufigsten zur Stütze des biogenetischen Grundgesetzes benutzt worden sind: die Ontogenie der phyllodinen Acacien (s. S. 77). Sie beginnt mit zarten Fiederblättern. Diese haben die Gabe, nötigenfalls sich hemmen und correlativ in Phyllodien verwandeln zu lassen. In Australien verwirklicht sich diese potentielle Fähigkeit aus klimatischer Bedingtheit. Das Phyllodium

[1]) Brenner, Klima und Blatt bei der Gattung Quercus. In „Flora“ [1902] 114—160.

— als Form — setzt also das Blatt voraus, in dem selben Sinne, wie eben jede Hemmung ein zu Hemmendes voraussetzt. Für das phylogenetische Verständnis der einzelnen Acacien-Art aber ist damit nicht viel gewonnen. Sicher wird es phyllodine Acacien geben, die phyletisch jünger sind als pinnatifoliate. Aber umgekehrt sind sehr wohl auch pinnatifoliate Arten denkbar, die phyletisch von phyllodinen abstammen; in *Acacia insolita* haben wir einen zweifellosen Fall derart. Wenn man also sagt, bei den phyllodinen Acacien wiederhole die Ontogenese den Gang der Phylogenese, so ist das ebenso richtig, aber auch ebenso nichtssagend, wie wenn man angiebt, die Metamorphose der Laubblätter zu den Hochblättern und Blütenhüllblättern recapituliere die phyletische Entwickelung.

Ein gleiches gilt von dem umgekehrten Falle, dem Gehemmtsein des Primär-Stadiums. Z. B. *Limosella* hat möglicherweise, seit sie überhaupt als selbständiger Zweig am Scrophulariaceen-Stamm besteht, die Ontogenie der heutigen *L. aquatica* besessen. Ob das Primärstadium (mit ganz undifferenziertem, linealischen Blatte) jemals in der Stammesgeschichte der heutigen Ontogenie voransging, ist durchaus nicht nachgewiesen. Wenn also heute *Limosella tenuifolia* ein derartiges Stadium repraesentiert, so ist damit für ihr relatives phyletisches Alter nicht das geringste bewiesen: sie kann älter, jünger oder gleichaltrig sein. Und wenn der biogenetische Grundsatz festsetzt, sie sei älter, so ist das nichts als ein Dogma. Wir sahen *Phylloglossum* dem Jugendstadium mancher *Lycopodium* gleichen. Aber deshalb setzt *Lycopodium* durchaus nicht *Phylloglossum* phyletisch voraus; ebenso gut kann *Phylloglossum* jünger sein als die Mehrzahl der Lycopodien.

Überall führt die lange Reihe unserer Beispiele zu gleicher Erkenntnis. In der Jugendform und im Alter blühet die selbe Species bei *Eucalyptus*, die selbe Art von *Bidens*, von *Chamaecyparis* usw. Es sind phyletisch betrachtet genaue Aequivalente. Ja, bei epharmonischer Bedingtheit kann der Fall eintreten, daß die blühende „infantile" Form phyletisch die secundäre, die abgeleitete ist.

Das biogenetische Grundgesetz, das die infantile Form unter allen Umständen phyletisch tiefer stellen will, verstößt also in weitem Umfang gegen die Thatsachen. Es kann dazu verleiten, die Wahrheit in ihr Gegenteil zu verkehren. Umgekehrt schließt es die Möglichkeit nicht aus, in einzelnen Fällen den phyletischen Sachverhalt richtig wiederzugeben. Kurz, es fehlt ihm völlig die

Eindeutigkeit, die das Wesen eines Gesetzes ausmacht. Auf botanischem Gebiet hat es nicht einmal immer heuristischen Wert, und wer sich von ihm leiten läßt, wird höchstens dazu gelangen, die Bedürfnisse seiner Phantasie zu befriedigen.

## V. Gleichartige Erscheinungen im Tierreiche.

### Neotenie, Progenese, Epistase.

Im Tierreich ist man frühzeitiger als bei den Pflanzen mit Fällen bekannt geworden, bei denen im Verhältnis von vegetativem Wachstum und Geschlechtsreife gewisse Abweichungen von der Normalen auftraten. Einige davon, wie der berühmte Axolotl, gehörten schon seit geraumer Zeit zu den Schul-Beispielen aberranter Ontogenien. Doch erst seit etwa 25 Jahren werden jene Erscheinungen eingehender und im Zusammenhange behandelt.

J. E. V. Boas versuchte (1881) den Nachweis, daß die Kiemenlurche *(Pennibranchiata)* „retardierte Salamandriden-Larven seien, welche in der Larvengestalt geschlechtsreif werden und die Fähigkeit, sich zu metamorphosieren, verloren haben“. Später stellte der selbe Forscher eine Reihe ähnlicher Erscheinungen aus verschiedenen Gruppen des Tierreiches zusammen und gab die erste kritische Übersicht dieser Vorkommnisse auf zoologischem Gebiete.

Er betitelte seine verdienstliche Abhandlung „Über Neotenie“ [1]), womit er einen von Kollmann gebildeten Namen in erweitertem Sinne aufnahm. Diese Benennung war bei ihrer unscharfen Definition mehrfacher Deutung fähig. So z. B. hatten Giard et Bonnier [2]) die „Progenese“ von ihr getrennt und vor Verwechselung der beiden gewarnt. Neotenie sei die Erhaltung „infantiler“ Charaktere beim Erwachsensein, Progenese Eintritt der generativen Reife vor dem Erwachsensein. So klar das klingt, so schwierig gestaltet sich die Unterscheidung in der Praxis. Boas vereinigt daher beide Phaenomene; er meint, die mit Progenese bezeichneten Erscheinungen fielen im großen Ganzen mit der Neotenie zusammen. Neuerdings hat Jaekel [3]) beide Namen bemängelt und „Epistase“

[1]) Festschrift für Carl Gegenbaur. S. A. Leipzig 1896.

[2]) Contributions à l'étude des Bopyriens. Travaux de l'Instit. Zool. Lille V [1887] 195.

[3]) O. Jaekel, Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung. Jena 1902, S. 23.

vorgeschlagen. Damit will er das „Wesentlichste des ganzen Vorganges“ zum Ausdruck bringen, „nämlich die Unterbrechung des normalen Entwickelungsganges, das Anhalten, den Stillstand (ἐπίστασις) auf einem sonst bei normaler Entwickelung überschrittenen Punkte“. Ich habe mich nicht entschließen können, einen der drei Ausdrücke auf botanisches Gebiet zu übertragen. Denn sie nehmen alle Bezug auf eine „Normale“, die im Grunde genommen nur in unserer zu einseitigen Abstraktion vorhanden ist.

Die ganze Reihe der von Boas gesammelten „Fälle von Neotenie haben das Gemeinsame, daß das Tier auf einer Entwickelungs-Stufe geschlechtsreif wird, auf welcher seine übrigen Organe — alle oder wenige — nicht die volle Ausbildung erreicht haben und dann überhaupt diese Ausbildung nicht erreichen“ (Boas, Neotenie S. 20).

Dieser Satz gilt, soviel wir wissen, auch für alle hergehörigen Erscheinungen im Pflanzenreich, die wir oben betrachtet haben. Nur zur Erläuterung seien ein paar specielle Fälle angeführt. Alles nähere findet sich in der Abhandlung von Boas, auf die nachdrücklich hingewiesen sei. Auch die Ausführungen Jaekels (Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung S. 24) sind um so mehr beachtenswert, als er interessantes Material aus der Palaeontologie hinzugefügt hat.

Am allgemeinsten bekannt dürften die Beispiele aus der Klasse der Amphibien sein. Die Gruppe der *Perennibranchiaten* wird durch das infantile Merkmal der zeitlebens persistierenden Kiemen geradezu charakterisiert. Das Wesen dieses Merkmals ist in lehrreicher Weise beleuchtet worden durch die Lebensgeschichte des Axolotl *(Siredon pisciformis)* und seine von Duméril u. a. festgestellte helikomorphe Umwandlung. Am natürlichen Wohnort ein mit allen Larven-Attributen ausgestattetes, doch geschlechtsreif werdendes Tier, ging *Siredon* in der Cultur dazu über, Kiemenbüschel, Rücken- und Schwanzkämme abzulegen: er wurde zu einer *Amblystoma*-artigen „Folgeform“. Nach dem, was für viele Pflanzen giltig ist, ließe sich also *Siredon* als eine (wohl exogen bedingte) Hemmung vom *Amblystoma* betrachten; und diese Auffassung ist tatsächlich von Weismann (in Zeitschr. wissensch. Zool. XXVIII [1877] 60) vertreten worden.

Übrigens werden entsprechende Vorkommnisse auch von den *Tritonidae* berichtet. Bei Andermatt fanden sich geschlechtlich reife Exemplare von *Triton alpestris*, die im übrigen durchaus nur Larven-

Charakter zeigten (de Filippi). Auch von *Lissotriton punctatus* hat man Larven beobachtet, welche Eier legten.

Bei den Tunicaten traten schon ältere Antoren, neuerdings wieder Willey und Heider dafür ein, daß die *Appendicularia* als „geschlechtsreife Larvenformen“ anzusehen seien, welche von einer festsitzenden Ascidien-Form abstammen. (Vgl. Korschelt und Heider. Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Wirbellosen I 1419).

Aus der Welt der Insecten sind recht mannigfache Fälle bekannt geworden. So besteht die wohlbekannte „Paedogenesis“ der Gallmücken darin, daß gewisse Individuen schon in Larven-Gestalt geschlechtsreif werden und Eier erzeugen.

In der Klasse der Würmer hat eine analoge Erscheinung bei *Ophryotrocha* schon im Speciesnamen „*puerilis*“ ihre Charakterisierung gefunden. Dieses Tier zeichnet sich durch lebenslänglichen Besitz der sonst nur den Polychaeten-Larven eigentümlichen Wimperkränze aus, welche bei ihm aus den Larvenstadien mit in das Stadium des Erwachsenen hinübergenommen wurden. (Vgl. Korschelt, Zeitschrift für wissensch. Zool. LVII 224.)

Spengel verdankt man die Aufklärung der Organisation des Männchens von *Bonellia*. Er nennt es (in Mitteil. Zool. Stat. Neapel I 415) „eine Gephyree mit allen bekannten Organisations-Verhältnissen einer solchen. Es unterscheidet sich vom Weibchen wesentlich in solchen Beziehungen, welche als ein Zurückbleiben auf der Stufe einer Larve mit einseitiger Entwickelung der Geschlechtsstoffe zu kennzeichnen sind“.

Mehrfach haben die Zoologen auch den Zusammenhang derartiger Phaenomene mit der Lebensweise betont. Dem für uns besonders wertvollen Abschnitte über gewisse Fische entlehne ich wörtlich aus Boas (Neotenie S. 11):

„Bekanntlich ist es manchen Fischen eigentümlich, daß sie sich lange vor Erreichung der definitiven Ausbildung und Körpergröße fortpflanzen. Dies ist z. B. bei den *Salmo*-Arten der Fall. Lilljeborg unterscheidet bei *Salmo trutta* eine Reihe von Stadien, welche das Tier durchläuft: 1. ‚Yngelstadium‘, 2. ‚Stirrstadium‘, 3. ‚Forellstadium‘, 4. Örringstadium‘, 5. ‚Laxstadium‘; letzteres repräsentiert die völlig ausgebildete Form. Schon im Stirstadium wird aber das Männchen, im Forellenstadium das Weibchen geschlechtsreif. Bekanntlich ist *Salmo trutta* (ebenso wie *Salmo salar*) ein Wanderfisch, welcher vom Meer in die Flüsse, resp. Bäche geht und in letzteren

sich fortpflanzt; die Wanderungen sind aber weniger regelmäßig als bei *Salmo salar*, und manche Exemplare bleiben zeitlebens im Süßwasser, ja sogar in sehr kleinen Bächen. Ist letzteres der Fall, so bleiben sie auch zeitlebens auf dem Forellenstadium stehen: es bildet sich ein neotenisches Verhalten im Anschluß an die ungünstigen Lebensverhältnisse aus.

Ein ähnliches Verhalten zeigen verschiedene Fische, welche ohne Wanderfische zu sein, trotzdem sowohl in Süß-, resp. Brack-, wie im Salzwasser vorkommen: die Süß- oder Brackwasserform ist ein geschlechtsreif gewordenes Jugendstadium der Salzwasserform. Heincke hat dies besonders für *Gobius minutus* und für *Gasterosteus aculeatus* hervorgehoben. Nach Heincke ist der in der Ostsee lebende *Gobius microps* eine Brackwasser-Abart von *Gobius minutus* und wird demgemäß von ihm als *Gobius minutus* var. *minor* bezeichnet. „Alle vorhandenen Unterschiede sind solche, wie sie allgemein zwischen jüngeren und älteren Individuen der *Gobius*-Arten vorkommen. . . Soweit muß *Gobius microps* als eine im jugendlichen Alter geschlechtsreif gewordene Abart von *Gobius minutus* aufgefaßt werden. Als Ursache dieser Abänderung ist der allmähliche Eintritt in veränderte Lebensbedingungen anzusehen, der Übergang von einem rein marinen Aufenthalt in das brackische und fast süße Wasser" (Heincke in Arch. f. Naturgeschichte, XLVI, 1, 318). Ähnliches gilt für *Gasterosteus aculeatus* mit der Meerform *trachurus* und der Süßwasserform *leiurus*.

Die Analogien zu den Erscheinungen in der Pflanzenwelt sind offensichtlich. Es wäre damit erwiesen, daß geschlechtsreife Helikomorphien auch im Tierreich epharmonisch bestimmt sein können.

Es besteht also Übereinstimmung zwischen den beiden Organismen-Reichen

1. in der Wandelbarkeit des Verhältnisses von vegetativem Wachstum und Fortpflanzung.

2. in der Mitwirkung epharmonischer Vorgänge bei der Regulierung dieses Verhältnisses.

3. in dem Einfluß dieser Zusammenhänge auf die phyletische Gestaltung einer Sippe.

Diese Übereinstimmung ist grundsätzlich, so zu sagen qualitativ. Nach der quantitativen Seite dagegen werden wohl Verschiedenheiten obwalten. Der Pflanzenkörper ist minder compliciert gebaut, er lebt in engerer Beziehung zur wechselreichen Außenwelt. So läßt sich denn erwarten, daß die Wandelbarkeit von vegetativer

Gestaltung und generativer Reife in ihrem Verhältnis bei den Pflanzen sich größer herausstellen wird, als im Tierreiche.

## VI. Abschließender Überblick.

Die generative Reife der Pflanzen ist nicht unwandelbar an eine bestimmte Stufe der vegetativen Entfaltung gebunden. Sie setzt wohl ein gewisses Minimum von vegetativer Vorarbeit voraus; ist dies jedoch überschritten, so folgt eine breite Variations-Zone für den Eintritt des Blühens. Die Regulierung dieser Variation erfolgt durch complicierte und heterogene Umstände. Einen wichtigen Anteil daran haben exogene Bedingungen, bei den Kryptogamen sowohl (KLEBS), wie bei den Blütenpflanzen. Wir kennen davon noch wenige; offensichtlich aber tritt hervor, daß Trockenheit und Qualitäts-Änderung der Nahrung[1]) die Blütenreife befördern, ihre Gegensätze sie beeinträchtigen.

Beispiele:

*Banksia* (S. 15). — *Agonis juniperina* (S. 16). — *Eucalyptus* (S. 17).

*Swietenia Mahagoni* (S. 12, 13). — *Campanula glomerata* (S. 19). — Nanismus fränkischer Kalkpflanzen (S. 20).

Die vegetative Ontogenese der Pflanzen vollzieht sich durch das Zusammenwirken autogener und exogener Factoren. Die Anlage enthält vielerlei Potenzen. Sie bedingt also keine starre Gestaltung. Erst die Außenwelt vielmehr „entscheidet darüber, welche von den verschiedenen möglichen Entwickelungs-Formen verwirklicht wird"[2].) Diese Regulierung durch die Außenwelt offenbart sich deutlich an den heteroblastischen Ontogenien.

Wie bei der Blütenreife ist der Einblick noch gering, den wir bisher in die Zusammenhänge gewonnen haben. Aber wir sehen die Gliederung der Folgeblätter reicher werden, wenn Wärme und Feuchtigkeit zunehmen. Und wir nehmen Hemmungen an ihnen wahr bei Abkürzung der Vegetationszeit, bei Trockenheit und bei Sinken der Temperatur.

So ist die Ontogenese wandelbar mit der Qualität und dem Maße exogener Factoren. Das fertige Bild des Organismus ist das

[1]) Vgl. W. BENECKE in Botan. Zeit. LXIV. [1906] 101.

[2]) KLEBS in Biolog. Centralblatt XXIV (1904) S. 298.

Produkt von vegetativer Ontogenese und von Blütenreife: und beide Factoren sind wandelbar.

Beispiele:

*Ranunculus* (S. 24). — *Marsilia* (S. 28). — *Alismataceae* (S. 30). — *Limosella aquatica* (S. 32). — *Bidens* (S. 35). — *Alchemilla* (S. 37). — *Hakea* und *Grevillea* (S. 43). — *Pittosporum rigidum* (S. 66). — *Actinostrobus* (S. 69). — *Jacksonia* und *Isotropis* (S. 73). — *Carmichaelia* (S. 76). — *Acacia insolita* (S. 77). — *Eucalyptus* (S. 88).

Und zwar ist ihre Wandelbarkeit nicht gleichsinnig oder gleichgerichtet. Wohl hört die vegetative Form-Entwickelung allermeistens mit dem Blühen auf; aber das ist auch die einzige Stelle, wo die beiden Entfaltungs-Bahnen, die vegetative und die generative, unauflöslich zusammenhängen. Sonst sind sie frei und unabhängig von einander. Ihr Verhältnis ist jedes Wandels fähig. Die Blattfolge in ihren Phasen (die Helikomorphie) wandelt sich nach ihrer Weise. Die Blühbarkeit wandelt sich auf eigenen Wegen.

Von dem Punkte, wo sich beide treffen, hängt das Product ab: die fertige Sippe und ihre Gestaltung. Reift sie früh zur Blüte, so trägt sie oft noch einfache — jugendliche Laubgestalt. Gelangt sie spät dazu, so ist die Blattform complizierter geworden oder hat gar Hemmung erlitten.

Weitere Beispiele:

*Polypodiaceae* (S. 52). — *Munronia* (S. 59). — *Liliaceae-Aloinae* (S. 99). — *Utricularia* (S. 102). — *Lycopodiaceae* (S. 103). — *Hepaticae* (S. 100).

In dieser Verbindung zweier wandelbarer Factoren zu der Einheit der blühenden Form, die wir als systematisches Wesen anerkennen, liegt ein gewichtiges Moment, die Formen-Mannigfaltigkeit im Pflanzenreich zu steigern. Denn die Bedingungen, welche Blattfolge und Blütenreife zu regeln helfen, wandeln sich mit dem Wechsel der Klimate in Raum und Zeit. In ihrer Nachwirkung also schaffen sie geographisch lokale Arten und lassen im Flusse der Zeiten neue Species entstehen. Ihre Producte gelangen zur Erblichkeit, und werden damit zu Wurzeln neuer Stämme mit neuen Möglichkeiten.

Mit klarer Schärfe äußert sich in diesen Beziehungen von vegetativer Stufenfolge und Blütenreife, wie unendlich wandelfähig die Gestaltung im Pflanzenreiche ist. Selbst die wenigen der exogenen Bedingungen, die wir übersehen, schaffen ein unabsehbares

Gewirr von Möglichkeiten. Wir werden auch hier zu dem Bekenntnis geleitet, das Klebs[1]) auf anderem Wege gewann: „Die typische oder gewöhnliche Entwickelung bedeutet nur einen kleinen beschränkten Ausschnitt aus der Fülle der möglichen Gestaltungen.“ Solche Sätze, oft genug schon angedeutet, sind trotz des geläuterten Species-Begriffes unserer Tage noch weit entfernt von fruchtbarer Wirksamkeit. Äußere Gründe lassen sie nicht gedeihen. Beim descriptiv arbeitenden Systematiker vertragen sich die Lehren seiner Erkenntnis schlecht mit den Bedürfnissen der Praxis, und dieser ständige Widerstreit stumpft schließlich ab. Der experimentierende Physiolog sucht kein vertrauteres Verhältnis zu Species-Fragen; ihm treten die „Arten“ zumeist nur als fertige Gebilde entgegen, die er auf Treu und Glauben hinnimmt.

Es ist nicht schwer vorauszusehen, daß die Zukunft in dieser Hinsicht weiter kommen muß.

Unsere Probleme von der Bedingtheit blühbarer Helikomorphien sind eng mit diesen allgemeinsten Dingen verknüpft. So kann ihre Förderung nicht ohne Nachwirkung bleiben. Eindringliche Beobachtung der vegetativen Ontogenesen, Untersuchung der Blütenreife, und eine vielseitige Prüfung ihres wandelbaren Verhältnisses werden an ihrem Teile Hilfe leisten, den dunkelen Fragen der Formenbildung gegenüber sichere Fortschritte zu erzielen.

---

[1]) Botan. Centralb. XXIV (1904) 290.

# Literatur.

Die literarischen Quellen für Einzelheiten sind im Texte angegeben.


BEISSNER, L., Über verschiedene Entwickelungsstadien, zumal Jugendformen von Pflanzen. In Sitzungs-Berichte niederrhein. Gesellsch. Natur- und Heilkunde Bonn. 1897.

BITTER, C., Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen. In Flora LXXXIII (1897), 223—302.

BOAS, J. E. V., Über Neotenie. Festschrift für Carl Gegenbaur. Leipzig 1896.

BUSER, R., Sur les Alchimilles subnivales. In Bull. Herb. Boissier II. (1894) 34 ff.

CLOS, D. Du Nanisme dans le Règne végétal. In Mém. Acad. Scienc. Toulouse. 9 sér. I (1899).

v. ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN, Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie der Pflanzen auf paläontologischer Grundlage. In Denkschrift. Kais. Akad. Wissensch. Wien. Math. naturw. Bl. LVII (1890).

GOEBEL, K., Über die Jugendzustände der Pflanzen. In Flora LXXII (1889) 1—45.

— — Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

GLÜCK, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpf-Gewächse I. Jena 1905.

HEMSLEY, W. B., in HOOKER's Icones plantarum tab. 2786 (1905).

HILDEBRAND, F., Über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. In Flora LVIII (1875).

— — Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwickelung. In Engler's Botan. Jahrb. II (1882) 51—135.

JACKSON, R. T., Localized Stages in Development in Plant and Animals. In Mem. Boston Soc. Nat. Hist. V 4 (1899).

LUBBOCK, J., A Contribution to our Knowledge of Seedlings.

JAEKEL, O., Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung. Jena 1902.

KLEBS, G., Über Probleme der Entwickelung. In „Biolog. Centralblatt" XXI (1904).

KRAUS, GR., Über den Nanismus unserer Wellenkalkpflanzen. In Verhandl. phys. med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. Bd. XXXVIII (1906).

MOEBIUS, M., Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.

SCHAFFER, C., Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. In Abhandl. aus dem Gebiet d. Naturwissenschaften. Hamburg XIII (1895).

SHULL, G. H., Stages in the Development of Sium cicutaefolium. Carnegie Instit. Publ. No. 30 (1905).

WETTSTEIN, R. von, Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. In Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch. XIII (1895) 303—313.

# Sach-Register und Verzeichnis der Autoren

für die allgemeinen Abschnitte.

# Index der Pflanzen- und Tier-Namen.

## A.



## B.

## C.



## D.



## E.



## F.



## G.

## H.



## I.



## J.



## K.



## L.

# Inhalt.

